Biol
H

Hartmann, Max

Fortpflanzung und Befruchtung

als Grundlage der Vererbung.

Lieferung 6 (I, A)

Handbuch der Vererbungswissenschaft

herausgegeben von

E. Baur und M. Hartmann

Band I A

Fortpflanzung und Befruchtung als Grundlage der Vererbung

von

Max Hartmann

Mit 90 Abbildungen

Berlin

Verlag von Gebrüder Borntraeger

W 35 Schöneberger Ufer 12a

1929

Handbuch der Vererbungswissenschaft

herausgegeben von

E. Baur und **M. Hartmann**

Die Vererbungswissenschaft hat sich in den letzten Jahrzehnten in einer Weise in die Breite und Tiefe entwickelt, daß ein einzelner Forscher wohl kaum mehr imstande sein dürfte, sich auf jedem der verschiedenen Teilgebiete vollkommen zu unterrichten. Dazu kommt, daß zu den früheren engen Beziehungen, welche zwischen der Vererbungswissenschaft und anderen Gebieten der Biologie, wie der Entwicklungslehre, sowie der Tier- und Pflanzenzucht schon von Anfang an bestanden haben, in steigendem Maße neue Verbindungen mit anderen Biologiezweigen getreten sind, so die Verbindung mit der Cytologie und Entwicklungsphysiologie. Das macht nicht nur für den reinen Vererbungsforscher eine genaue Kenntnis dieser Gebiete und ihres Zusammenhanges mit der Vererbung notwendig, sondern bedingt auch eine Vertrautheit der Vertreter jener Gebiete mit den Ergebnissen der Vererbungslehre. Eine handbuchartige Darstellung des Gesamtgebietes der Vererbungswissenschaft und ihrer Beziehungen zu anderen Teilgebieten der Biologie erscheint bei dieser Sachlage als ein dringendes Erfordernis, dem das vorliegende Werk Rechnung tragen soll. Durch die Mitwirkung zahlreicher Fachgelehrter soll unter weitestgehender Berücksichtigung der Literatur und ergänzt durch eigene Erfahrungen und Untersuchungen der einzelnen Bearbeiter das Gesamtgebiet der Vererbungswissenschaft und ihre Beziehung zu anderen Gebieten der Biologie kritisch zur Darstellung gelangen, und dadurch eine rasche und zuverlässige Orientierung über alle mit der Vererbungslehre in Zusammenhang stehenden Fragen ermöglicht werden.

Bisher erschien:

Lieferung 1 (Band III)

Entwicklungsmechanik und Vererbung bei Tieren von Professor **Dr. W. Schleip.** Mit 32 Abbildungen.

Partielle Keimesschädigungen durch Radium und Röntgenstrahlen von Professor **Dr. Paula Hertwig.** Mit 51 Abbildungen. 130 Seiten. 1927 Subskriptionspreis geheftet 9.60 RM.

Lieferung 2 (III, K) Band III

Entstehung der Haustiere von Professor **Dr. B. Klatt.** Mit 15 Textabbildungen und 1 Zeittafel. Subskriptionspreis 7.50 RM.

Lieferung 3 (II, C) Band II

Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechtes bei den höheren Pflanzen von Geh. Reg.-Rat Professor **Dr. C. Correns.** 138 S. Mit 77 Textabbild. 1928. Subskriptionspreis 9.60 RM.

Lieferung 4 (II, I und J) Band II

Das Inzuchtproblem von Prof. **Dr. H. Federley.** 42 S. Mit 2 Textabb.

Individualstoffe, Heterostylie von Professor **Dr. E. Lehmann.** 43 S. Mit 6 Textabbildungen. 1928. Subskriptionspreis 5.80 RM.

Der Subskriptionspreis gilt für Abnahme des ganzen Werkes.

(Fortsetzung siehe dritte Umschlagseite.)

Biol
H

Handbuch der Vererbungswissenschaft

herausgegeben von

E. Baur und **M. Hartmann**

Band I. A.

Fortpflanzung und Befruchtung als Grundlage der Vererbung

von

Max Hartmann

Mit 90 Abbildungen

Berlin

Verlag von Gebrüder Borntraeger

W 35 Schöneberger Ufer 12a

1929

28627

1319

Inhaltsübersicht

Seite

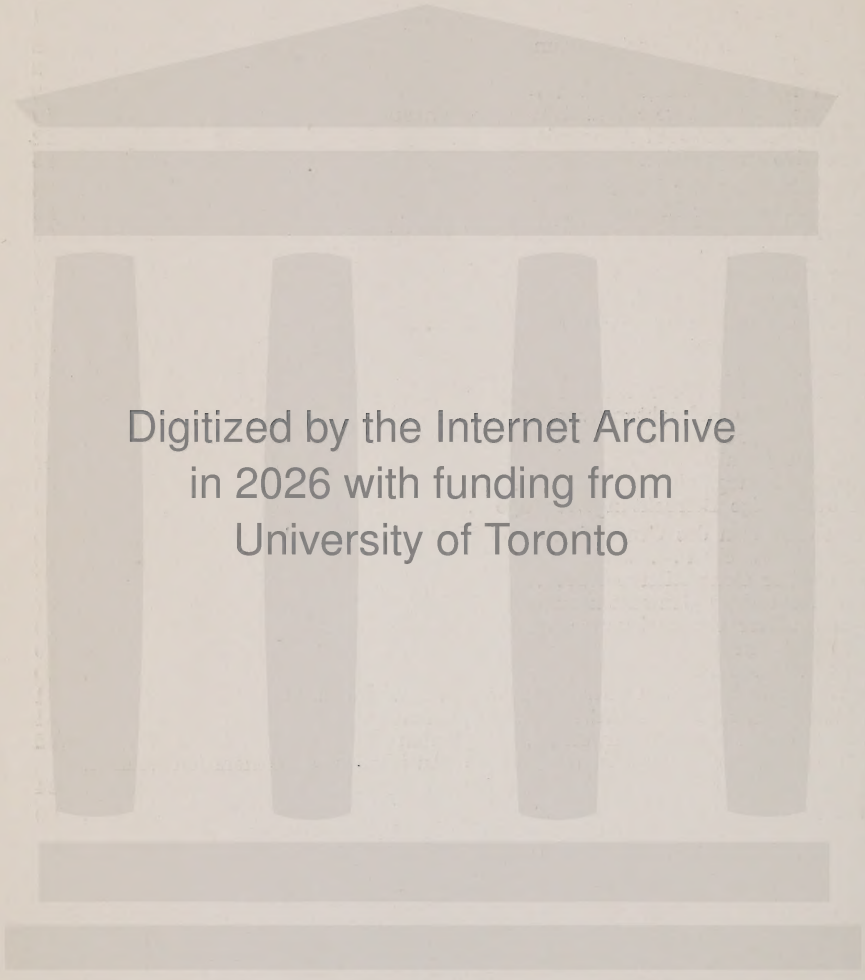
Einleitung 1

I. Die Erscheinungen der Fortpflanzung 2
a) Cytogonie 3
1. Agamogonie (Gonidienbildung) 3
2. Gamogonie und geschlechtliche Fortpflanzung 10
3. Parthenogenese und Apogamie 22
b) Vegetative Propagation 25

II. Die Erscheinungen der Befruchtung 28
a) Eibefruchtung der Metazoen 28
b) Befruchtungsvorgänge der Protisten und Pflanzen 36
1. Gametogamie 37
α) Hologamie 37
β) Merogamie 42
γ) Oogamie der Samenpflanzen 47
2. Gametangogamie 49
3. Konjugation 53
4. Somatogamie 58
c) Automiktische Befruchtungsvorgänge 63
α) Pädogamie 65
β) Autogamie 67
γ) Parthenogamie 68
d) Unvollständige Befruchtungsvorgänge 69

III. Die Erscheinungen des Generations- und Kernphasenwechsels 75
a) Generationswechsel 75
1. Primärer Generationswechsel 77
α) Homologer Generationswechsel 77
2. Sekundärer Generationswechsel 79
α) Metagenesis 79
β) Heterogonie 80
b) Kernphasenwechsel und antithetischer Generationswechsel 81
1. Gametischer Kernphasenwechsel. Diplonten 81
2. Zygotischer Kernphasenwechsel. Haplonten 82
3. Intermediärer Kernphasenwechsel = Antithetischer Generationswechsel. Diplohaplonten 84

Literaturverzeichnis 99


Digitized by the Internet Archive
in 2026 with funding from
University of Toronto

https://archive.org/details/fortpflanzungund00hart

Einleitung

Als Vererbung bezeichnet man das Auftreten der gleichen Merkmale bei den ungeschlechtlich oder geschlechtlich erzeugten Nachkommen der Organismen, das durch Übertragung von „Anlagen“ bei der Fortpflanzung und Befruchtung sich vollzieht. Fortpflanzung und Befruchtung sind somit diejenigen biologischen Erscheinungen, die den Vererbungsvorgängen zugrunde liegen. Ihre genaue Kenntnis ist für die richtige Beurteilung der Vererbungsvorgänge unerläßliche Voraussetzung. Eine vergleichende Darstellung der Vererbungs- und Befruchtungsvorgänge ist somit im Rahmen dieses Handbuches eine Selbstverständlichkeit.

Das wesentliche Interesse, das den Fortpflanzungs- und Befruchtungsvorgängen vom Standpunkte der Vererbung zukommt, bezieht sich nicht auf die reinen Grundfragen der Fortpflanzung, die ja letztlich immer nur Zellteilungsvorgänge sind, sondern ist bedingt durch die verschiedenartige Verknüpfung, welche die Befruchtungsvorgänge und die ihnen zugehörigen Reduktionsteilungen mit ihnen eingegangen sind. Bei einer einfachen ungeschlechtlichen Fortpflanzung bleibt ja, falls nicht Reduktion mit ihr verbunden ist, die erbliche Konstitution der Nachkommen die gleiche wie die der Eltern; nur eine mit der Fortpflanzung verbundene Befruchtung, also eine geschlechtliche Fortpflanzung, und die ihr folgende Reduktion kann Änderungen im Erbverhalten bewirken. Die Befruchtung und vor allem der Ort der Reduktion ist daher für die richtige Beurteilung der Erberscheinungen der Organismen von ausschlaggebender Bedeutung und interessiert vom Standpunkt der Vererbungsforschung aus am meisten bei den Fortpflanzungserscheinungen. In der folgenden Darstellung sollen zunächst die Fortpflanzungs- und Befruchtungsvorgänge für sich getrennt betrachtet werden, dann aber in einem weiteren Kapitel vor allem die ganzen Fortpflanzungszyklen, der sog. Generations- und Kernphasenwechsel in seinen verschiedenen Modifikationen, in ihrer Bedeutung für die Vererbung genauer zur Darstellung gelangen.

I. Die Erscheinungen der Fortpflanzung

Das Grundphänomen jeder Fortpflanzung ist die Zellteilung. Das ist am deutlichsten bei den Einzellern zu erkennen. Wenn eine Protistenzelle eine gewisse, nur innerhalb gewisser Grenzen schwankende Größe erreicht hat, dann teilt sie sich durch Zwei- oder Vielfachteilung. Sie hat sich fortgepflanzt. Das Gleiche gilt auch für die einfacheren Algen und Pilze, während die höheren Algen und Cormophyten diesen einfachen Zusammenhang zwischen Wachstum, Zellteilung und Fortpflanzung nicht zeigen. Hier dienen die Zellteilungen zunächst nur dem Wachstum und der Entwicklung des vielzelligen Individuums und nur unter gewissen Bedingungen werden aus dem vielzelligen Organismus einzelne Zellen oder Zellgruppen, die einen ursprünglichen embryonalen Charakter bewahrt haben, isoliert und aus dem Zellverband ausgeschieden. Hierbei tritt aber besonders bei höheren Pilzen und Algen trotzdem die völlige Übereinstimmung dieser Fortpflanzung durch Einzelzellen mit der einfachen Zellteilung und -vermehrung der Protisten und einfacheren Thallophyten ohne weiteres zutage; es sind ebenfalls nur Zellteilungen. Da aber auch die ungeschlechtliche wie die geschlechtliche Vermehrung der höheren Pflanzen derjenigen der Thallophyten homolog ist, und das Gleiche auch für die geschlechtliche Fortpflanzung der Metazoen gilt, so ergibt sich, daß überall die einfache Zweiteilung von Zellen den Grundvorgang der Fortpflanzung ausmacht. Die Gesamtheit dieser Fortpflanzungserscheinungen können wir daher unter dem Begriff der Zellfortpflanzung oder Cytogonie zusammenfassen (R. Hertwig 1900, M. Hartmann 1904).

Zur Cytogonie gehört also nicht nur die agame Fortpflanzung durch Einzelzellen, Agameten oder Sporen resp. Gonidien (Renner 1916), sondern auch die sog. geschlechtliche Fortpflanzung, die Fortpflanzung durch Gameten. Im letzten Falle hat sich eine Cytogonie mit Befruchtung kombiniert. (Wie wir noch genauer sehen werden, sind aber Fortpflanzung und Befruchtung verschiedene biologische Prozesse.) Dadurch, daß die Befruchtung der Geschlechtszellen oder Gameten unterbleibt, oder nur die des einen Geschlechtes (und zwar in diesem Falle meist die des weiblichen) resp. überhaupt keine zur Ausbildung gelangen, und die Gameten (oder gewöhnliche vegetative Zellen) sich ohne Befruchtung entwickeln, resp. dasselbe Schicksal haben wie sonst die Zygoten, kann die geschlechtliche Fortpflanzung sekundär wieder rückgebildet sein. Die rückgebildete geschlechtliche Fortpflanzung nennt man Parthenogenese und Apogamie.

Dagegen unterscheidet sich die sog. ungeschlechtliche Fortpflanzung der Metazoen und höheren Pflanzen durch vielzellige Fortpflanzungsprodukte prinzipiell von jeder Art der Cytogonie dadurch, daß ganze Zellgruppen, die vielfach zu Organen differenziert sind, sich vom Elternorganismus loslösen. Sie ist eine Neuerwerbung verschiedener Organismengruppen und wird daher besser nicht wie früher als ungeschlechtliche (agame), sondern als vegetative Vermehrung bezeichnet und der eigentlichen Zellfortpflanzung gegenüber gestellt.

a) Cytogonie

1. Agamogonie

Obwohl die geschlechtliche Fortpflanzung als solche sich prinzipiell von der agamen Cytogonie (kurz Agamogonie) nicht unterscheidet, sollen doch die Erscheinungen der letzten zunächst gesondert geschildert werden. Das Grundphänomen der Fortpflanzung ist, wie oben gesagt, die Zweiteilung einer monoenergiden Zelle. Gewöhnlich folgt jede Zellteilung der Kernteilung direkt nach, ja sie kann schon vor beendeter Kernteilung beginnen. Bei vielen Protisten verläuft die Zellteilung einfach quer zur Achse der Kernspindel und zwar manchmal noch während des letzten Stadiums der Kernteilung, so daß die Zellteilung in unmittelbarer Beziehung zur Kernteilung steht (Abb. 1). In anderen Fällen

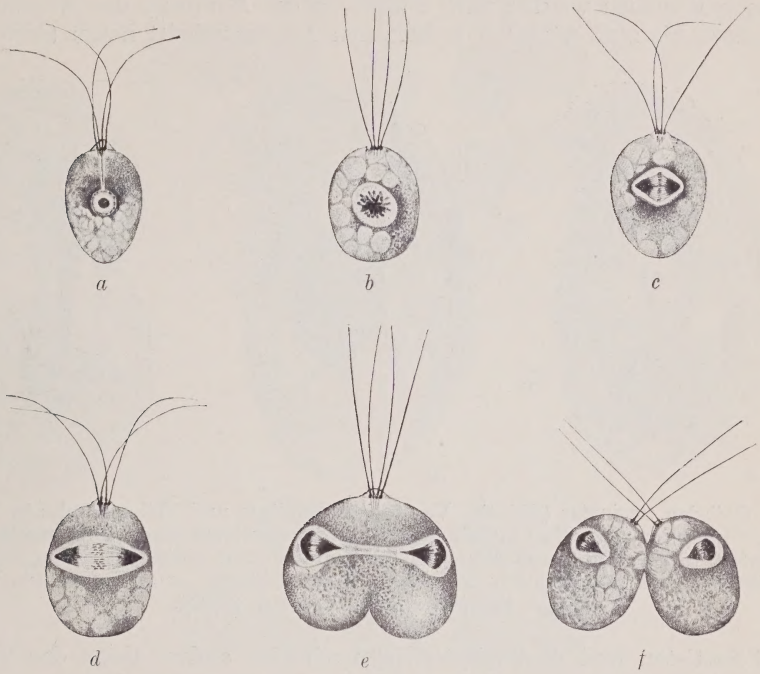


Abb. 1. Längsteilung von *Polytomella agilis* Arag. (Flagellat). Die Zellteilung erfolgt senkrecht zur Kernteilungsachse. Nach Aragão (1909) aus Hartmann u. Schilling 1917.

fehlt die direkte Beziehung der Kernteilung zur Fortpflanzung. Die geteilten Kerne können durch Strömungen im Plasma verschoben werden, und die Zelldurchschnürung scheint dann an einer beliebigen Stelle zwischen den beiden Tochterkernen durchgeführt zu werden.

Protisten von bestimmter monaxoner Form und mit komplizierteren Organellen teilen sich meist in ganz bestimmter Weise. So vollzieht sich die Zweiteilung bei fast allen Flagellaten durch Längsteilung, bei den Ciliaten durch Querteilung. Die Desmidiaceen und Zygnemaceen teilen sich quer, die Diatomeen in der Längsrichtung. Auf Einzelheiten brauchen wir für unsere Zwecke nicht näher einzugehen, nur sei noch hervorgehoben, daß bei Protisten mit komplizierteren Organellen meist ein Teil der alten Organellen bei der Teilung verloren geht oder eingeschmolzen wird, und daß während oder nach der Teilung die fehlen-

den Organellen wieder neu gebildet werden müssen. So sind z. B. entsprechend der hohen Komplikation der Infusorienzelle bei ihrer Vermehrung mancherlei Neubildungen notwendig. Die Organellen des Vorderendes müssen von dem hinteren Teilsprößling neu gebildet werden, die des Hinterendes von dem vorderen (Abb. 2).

Wenn die Zweiteilung einer Protisten- oder Thallophytenzelle sich mehrmals wiederholt, dann kommt es zu einer Vielfachteilung durch fortgesetzte Zweiteilung (Succedanteilung). Es handelt sich also um eine zeitliche Zusammendrängung mehrerer Teilungen. So finden bei *Eudorina elegans*, einer Volvocinee, bei der 32 Zellindividuen in einer Gallertkugel zu einer Kolonie angeordnet sind, in der Nacht fünf Zellteilungsschritte rasch hintereinander statt; daraus gehen 32 Tochterzellen hervor, die in einem kolonialen Zusammenhang bleiben. Die jungen Kolonien werden nach Auflösung der Membran der Elterzelle frei und wachsen bis zum nächsten mehrfachen Teilungsschritt heran (Abb. 3).

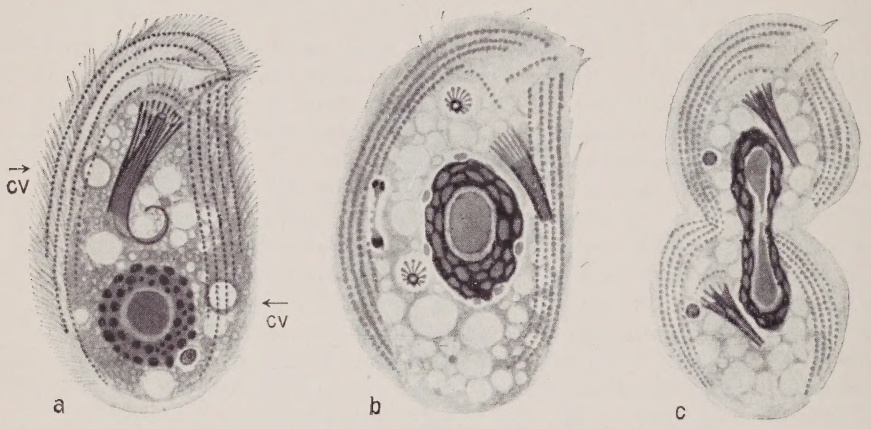
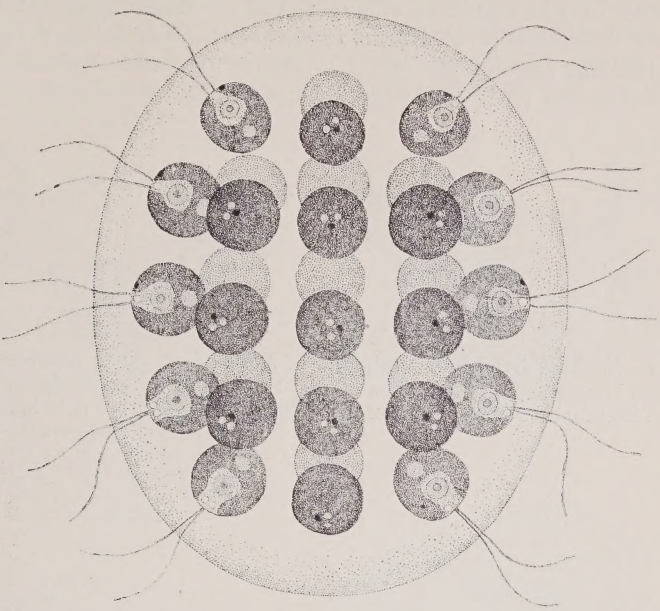


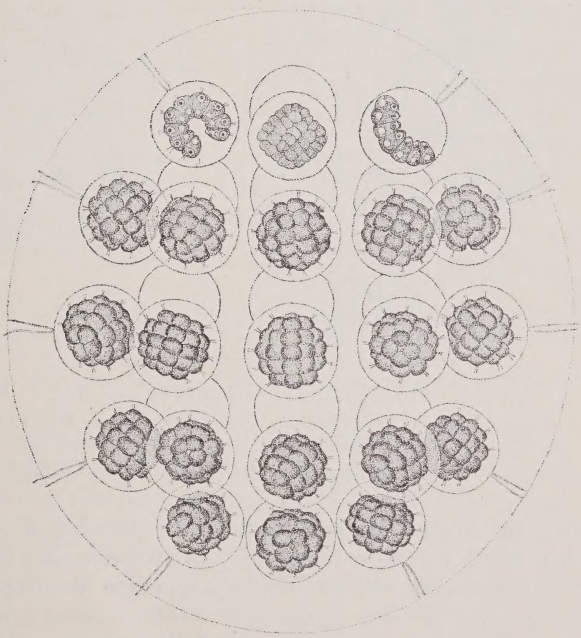
Abb. 2. *Chilodon uncinatus* (Ciliat). Vegetatives Stadium und Teilung (alles in Ventralansicht). Inversion der Färbbarkeit der Makronucleusstrukturen. Mikronucleus in *a* rechts unten, in *b*—*c* links vom Makronucleus gelegen. Auf *b* die Entstehung der neuen Reusenfibrillen und Degeneration der alten Reuse sichtbar. *cv* = kontraktile Vakuole. Vergr. 1300fach. Aus Hartmann 1921.

Bei Protisten und Thallophyten ist noch eine andere Form der Vielfachteilung sehr verbreitet, die mit der Ausbildung polyenergider Zellen zusammenhängt, die Simultan-(Zerfalls-)Teilung. Durch fortgesetzte Kernteilung und fortgesetztes Wachstum entstehen polyenergide, vielkernige Zellen, die am Ende des Wachstums mit einem Schlage in so viele Fortpflanzungszellen zerfallen, als Kerne vorhanden waren. Diese Art der Fortpflanzung findet sich bei vielen Protozoen (Foraminiferen, Sporozoen), sowie vielen Algen (z. B. *Hydrodictyon, Protosiphon)* und Pilzen. Die Art und Weise wie hierbei das Plasma aufgeteilt wird, ist sehr verschiedenartig. Bei kleineren, wenige Kerne enthaltenden Zellen zerfällt es durch Einschnürung von der Peripherie aus in die betreffende Anzahl kernhaltiger Teile; das ist z. B. bei den Vermehrungsformen der Malariaparasiten im Blut, den Coccidien usw. der Fall (Abb. 4). Bei größeren, wie vielen Pilzen *(Saprolegnia)*, aber auch manchen Algen *(Hydrodictyon)* und Sporozoen (so bei der multiplen Teilung der Malariaparasiten im Zwischenwirt [der Stechmücke Anopheles] und Gregarinen) wird die große, vielkernige Protoplasmamasse durch Auftreten von Lücken und Klüften erst in einzelne vielkernige Portionen zerteilt, die nachträglich in die einkernigen Fortpflanzungszellen

zerfallen (Abb. 5). Zwischen Protozoen und Thallophyten gibt es keine prinzipiellen Unterschiede. Die Vorgänge finden sich hier wie dort in den verschiedensten Modifikationen, aber in grundsätzlich gleicher Weise.



a



b

Abb 3. *Eudorina elegans* (Volvocale).
a Erwachsene Kolonie, *b* Succedanteilung am Ende der Wachstumsperiode.
Vergr. ca. 500. Orig. von Dr. Bělař aus Hartmann (1927).

Auch zwischen dieser Vielfachteilung und der einfachen Zweiteilung ist kein prinzipieller Unterschied. In ihren ersten Anfängen tritt die multiple Teilung schon bei Amöben und manchen Flagellaten, z. B. Trypanosomen auf, und zwar rein fakultativ in Abhängigkeit von den Außenbedingungen. Der Gepflogenheit mancher Botaniker (z. B. KLEBS 1895, 1913), auch bei niederen Algen nur die Vielfachteilung als Fortpflanzung anzusprechen, die Zweiteilung bei kolonialen Zellverbänden (z. B. *Spirogyra*) wie bei einzeln lebenden Formen (z. B.

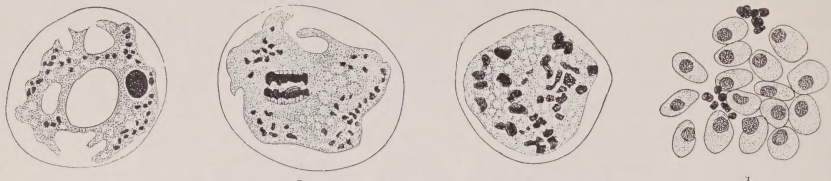


Abb. 4. Zerfallsteilung (Schizogonie) von *Plasmodium vivax* (Haemosporid). Die äußere Umgrenzung in *a*—*c* deutet den Umriß der roten Blutkörperchen an. Vergr. ca. 2250fach. Nach F. SCHAUDINN (1902) aus HARTMANN u. SCHILLING 1917.

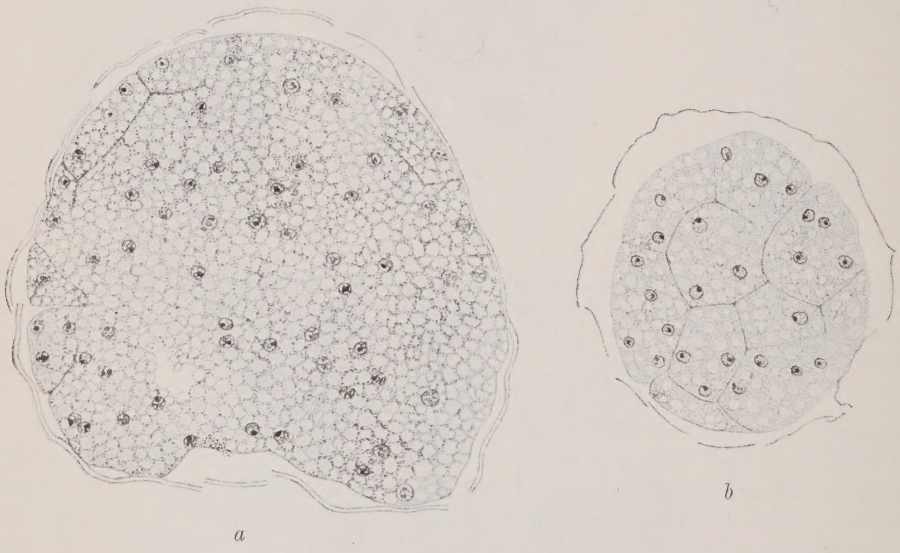


Abb. 5. *Synchytrium decipiens* (Phycomycet).
a Die Furchung beginnt im Sporangium an der Oberfläche. Der übrige Teil ist noch unzerteilt. *b* Das gleiche von der Oberfläche gesehen.
Vergr. 500fach. Nach HARPER aus TISCHLER 1921/22.

Closterium) nicht als Fortpflanzung, sondern als Wachstum zu bezeichnen, können wir daher nicht zustimmen, da die Zweiteilung das Grundphänomen der Fortpflanzung ist, und die Vielfachteilung nur eine Modifikation der Zweiteilung darstellt.

Wie die Zellteilungen bei der Vielfachteilung durch fortgesetzte Zweiteilung zeitlich auf einen Punkt zusammengezogen sein können, so brauchen andererseits auch die Kernteilungen bei einer Zerfallsteilung nicht mit dem starken Wachstum der Zelle Hand in Hand zu gehen, sondern können am Ende des Wachs-

tums auf einen Zeitpunkt zusammengetrieben sein. Ganz auffallend ist das bei der Gametenbildung der Gregarinen sowie der progamen wie metagamen Vermehrung der Aggregaten der Fall. Hier entwickelt sich mit dem starken Wachstum der großen Zellen ein riesiger Kern, aus dem erst kurz vor der Fortpflanzung durch rasche Kernteilungen ohne dazwischen geschaltete längere Ruhe- und Wachstumsstadien eine große Anzahl von Tochterkernen sich bildet, wobei zum Aufbau der ersten Kernspindel nur ein kleiner Teil des Riesenkernes Verwendung findet (Abb. 6).

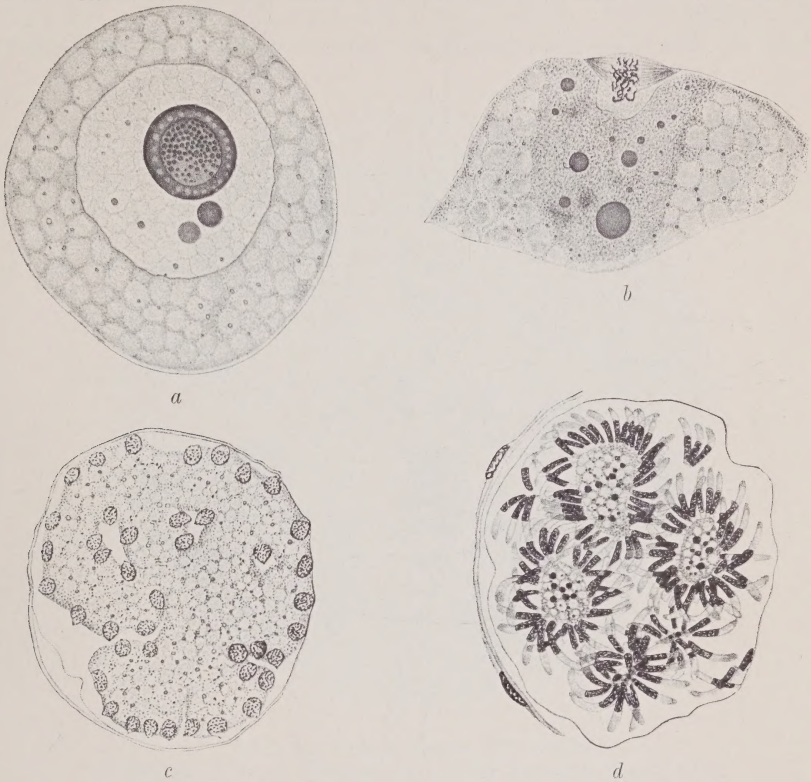


Abb. 6. Zerfallsteilung (Schizogonie) von *Aggregata Eberthi* (Coccid). *a* erwachsener Agamont, *b* erste Kernteilung, *c*, *d* Zerfallsteilung. Vergr. *a*, *b* 800fach, *c*, *d* 680fach. Nach Léger u. Dubosq 1908 aus Hartmann-Schilling 1917.

Die Fortpflanzungsprodukte, die Agameten, sind vielfach beweglich, sei es durch Pseudopodien (Foraminiferen), sei es, was am häufigsten ist, durch Geißeln. Das ist bei fast allen Wasser bewohnenden Organismen der Fall. Doch gibt es auch, und zwar nicht nur bei luftbewohnenden Algen und Pilzen sowie parasitischen Protozoen, völlig unbewegliche, oft in Hüllen oder Cysten eingeschlossene Agameten oder Sporen. Es handelt sich hierbei natürlich um Anpassungen an besondere Lebensbedingungen, die für die Verbreitung und Vermehrung der Art von großer Bedeutung, dagegen für die Beurteilung des eigentlichen Fortpflanzungsvorganges als solchen nebensächlich sind. Bei den Algen und Pilzen werden die beweglichen, mit Geißeln ausgestatteten Agameten meist als Zoosporen, die bewegungsunfähigen als Akineten bezeichnet. Renner

(1916) hat den Ausdruck Gonidien vorgeschlagen für alle jene Agameten, die nicht das Produkt einer Reduktionsteilung sind. Die sporenbildenden Elternzellen nennt man bei pflanzlichen Objekten meist Sporangien (Zoosporangien), ganz allgemein kann man sie als Agametangien bezeichnen (Hartmann 1904).

Die agame Cytogonie der höheren Algen und Pilze stimmt vollkommen mit den bisher geschilderten Vielfachteilungen der einfachen Thallophyten und Protozoen überein. Wie bei diesen vollzieht sie sich entweder durch fortgesetzte Zellteilung, so z. B. bei den multilokulären Sporangien gewisser Braunalgen, oder durch simultane multiple Teilung nach vorausgegangener Kernvermehrung

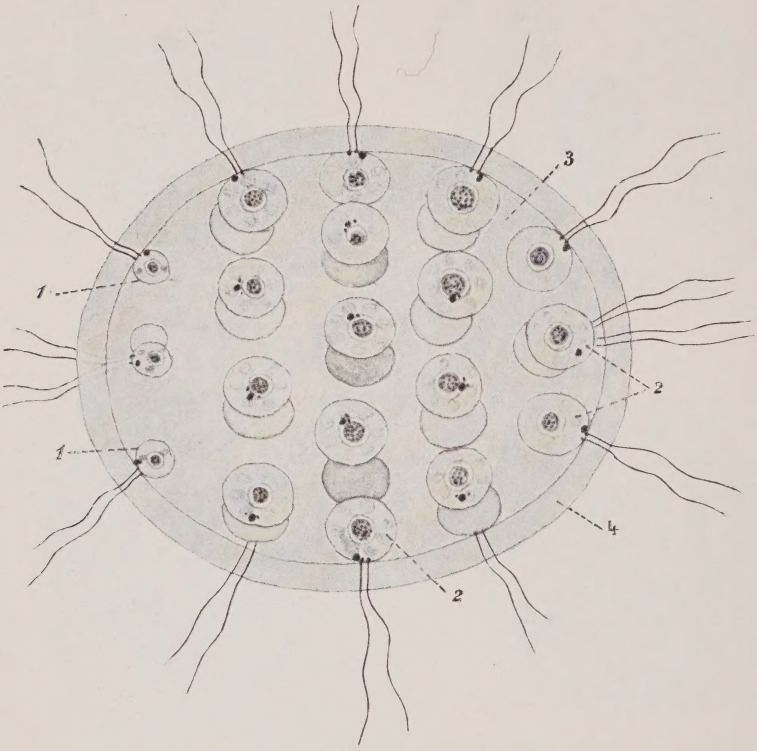


Abb. 7. *Pleodorina illionensis* Kofoid (Volvocale).
Kolonie von 32 Zellen. Der vordere polare Kranz von vier Zellen (1) enthält teilungsunfähige somatische, die 28 übrigen (2) sind fortpflanzungsfähige Zellen. 3 gallertige Grundsubstanz, 4 gemeinsame Gallerthülle, durch dieselbe die Geißeln hervortretend. Nach Kofoid aus Lang.

(unilokuläre Sporangien). Auch die Ausstattung der Keimzellen mit Geißeln (Zoosporen) oder das Fehlen von Bewegungsorganellen (Akineten) treffen wir in gleicher Weise. Der einzige Unterschied ist folgender: Bei niederen Formen ist jede Zelle (z. B. einer *Eudorina*-Kolonie, einer *Ulothrix)* zur Fortpflanzung nicht nur befähigt, sondern führt diese auch meist tatsächlich aus: bei den höheren Formen dagegen ist die Fähigkeit der Fortpflanzung nur auf gewisse Zellen, die Fortpflanzungsorgane (Sporangien, Agametangien) beschränkt, während die größere Mehrzahl der Zellen dem Aufbau des Individuums dient. Das einfachste Beispiel stellt die Volvocinee *Pleodorina* dar (Abb. 7). Es ist dies wie *Eudorina* eine Kolonie von 32 Zellen, von denen aber nicht alle 32 bei der Fortpflanzung

sich teilen; denn der Kranz von vier Zellen am Vorderpol hat die Fähigkeit der Fortpflanzung verloren. In noch ausgeprägterem Maße ist das bei der Gattung *Volvox* der Fall (Abb. 8), bei der nur einige Zellen der hinteren Hälfte der Kugelschale die Fähigkeit der Fortpflanzung beibehalten haben. Als Beispiel der extremen Differenzierung und Beschränkung der Fortpflanzung auf bestimmte Zellen bei höheren Algen sei noch auf die Bildung der Sporen von *Cutleria (Aglaozonia)*, einer Braunalge hingewiesen (Abb. 9).

Genau dieselben Verhältnisse, wie wir sie eben beschrieben haben, treffen wir aber auch bei der Sporenbildung der Moose und Farne (Abb. 10). Dazu kommen nur noch Hüllbildungen somatischer Zellen (Tapetumzellen), die das Sporangium außen umgeben, somatische Hilfseinrichtungen, die wir aber auch

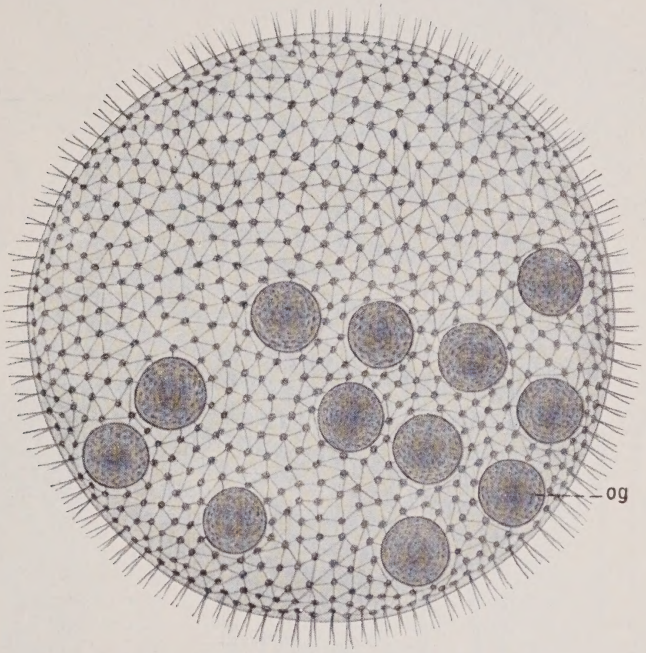


Abb. 8. *Volvox aureus* (Volvocale).
Weibliche Kolonie, Eizellen nur in der hinteren Kugelhälfte.
Nach Klein 1889 aus Meisenheimer 1921.

schon bei Algen und Pilzen teilweise ausgebildet finden. Die Verbindung der agamen Sporenbildung der Moose und Farne mit der Chromosomenreduktion, auf die wir noch in anderem Zusammenhang eingehend zu sprechen kommen, findet sich ebenfalls schon bei der agamen Sporenbildung von Braun- und Rotalgen, sowie Pilzen (Zygomyceten, Ascomyceten, Basidiomyceten).

Auch bei den Blütenpflanzen, so besonders deutlich an den Staubblättern der Gymnospermen tritt die Homologie mit der Sporenbildung der Moose und Farne klar zutage (Abb. 11). Bei allen Blütenpflanzen ist allerdings durch die Rückbildung des Gametophyten[1]), der Haplophase, der ganze Vorgang der ungeschlechtlichen agamen Sporenbildung nur noch zu einer Hilfseinrichtung zur Ausbildung der geschlechtlichen Fortpflanzung heruntergedrückt und hat jegliche Bedeutung als besondere Fortpflanzungs- und Vermehrungsart verloren.

1) Näheres über Gametophyten s. S. 84.

2. Gamogonie und geschlechtliche Fortpflanzung

Gamogonie ist die Verbindung von Befruchtungsvorgängen mit einer cytogenen Zellfortpflanzung, d. h. die Bildung von besonderen Fortpflanzungszellen, Gameten, welche durch die darauf folgende Befruchtung zu einer Zygote sich vereinigen. Wir werden weiterhin bei der Besprechung der Befruchtungsvorgänge sehen, daß es auch Befruchtungsvorgänge ohne alle Fortpflanzung gibt. Nur wenn Befruchtung sich an Zellen abspielt, die aus einer besonderen

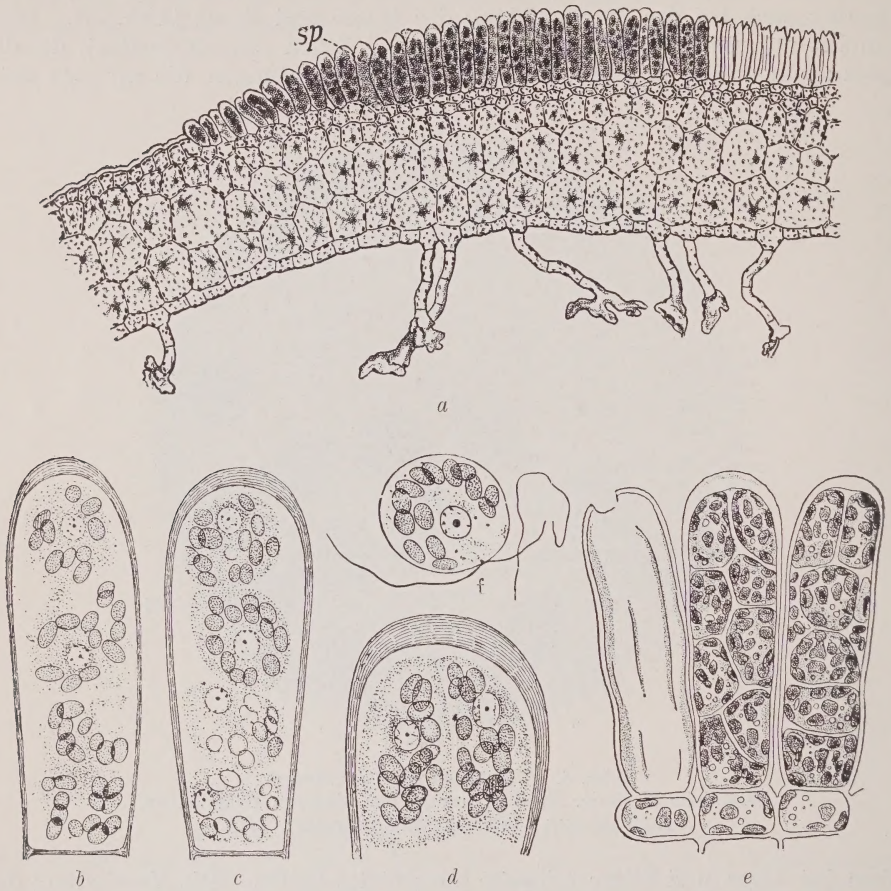


Abb. 9. Zoosporenbildung des *Aglaozonia*-Stadiums von *Cutleria multifida* (Braunalge). *a* Querschnitt mit Zoosporangien *(sp)*, *b*—*e* Entwicklung der Zoosporangien, *f* reife Zoospore, *a* nach Falkenberg, *b*—*e* nach Yamanouchi 1912, *f* nach Kukuk aus Oltmanns 1924.

Art der Fortpflanzung, in der Regel einer Vielfachteilung, hervorgehen, kann man von einer geschlechtlichen Fortpflanzung sprechen. Im einfachsten Falle unterscheiden sich die geschlechtlichen Keimzellen, die Gameten, in nichts von gewöhnlichen Agameten. So sind die Gameten von *Protosiphon* in ihrem Baue völlig gleich den Zoosporen dieser Algen, und es hängt nur von den Außenbedingungen ab, ob die Fortpflanzungszellen sich agam weiter entwickeln, oder ob sie erst paarweise kopulieren. Das gilt auch noch für viele Fälle, bei denen eine deutliche Geschlechtsdifferenz der Gameten morphologisch zur Ausbildung gelangt ist, wie z. B. bei den Gameten mancher *Chlamydomonas*-Arten. Auch

hier können die nun deutlich geschlechtlichen Keimzellen, die weiblichen und die männlichen, sich noch unter bestimmten Bedingungen jederzeit ohne Be

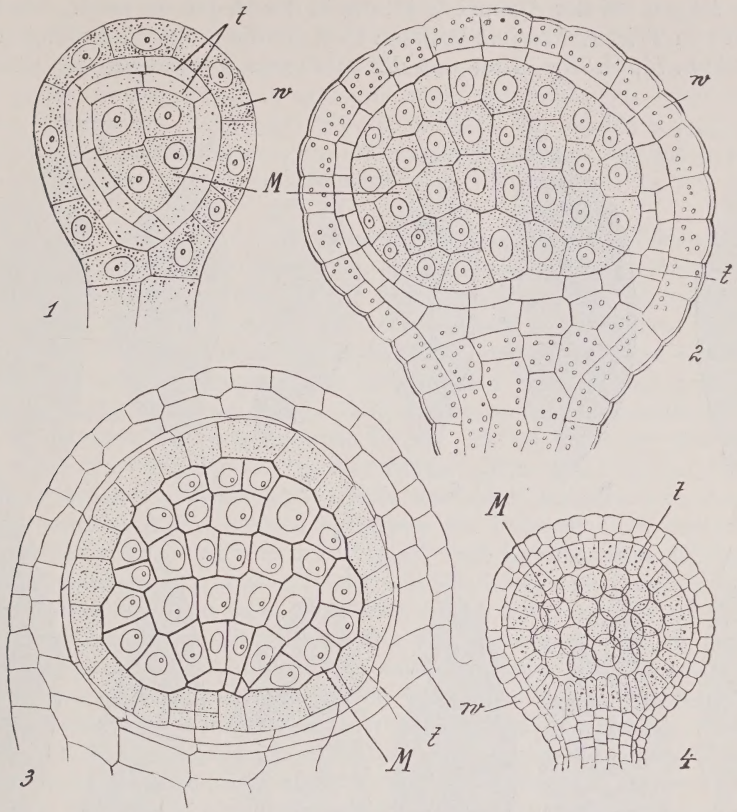


Abb. 10. Bau der Sporangien. 1 junges Sporangium von *Asplenium adianthum nigrum* im Längsschnitt, 2 dasselbe von *Lycopodium clavatum*, 3 Mikrosporangium von *Selaginella inaequalifolia* und 4 Querschnitt durch einen jungen Pollensack von *Symphytum officinale*. 1 und 2 nach Sadebeck, 3 nach Sachs aus Wettstein 1924.

fruchtung parthenogenetisch entwickeln. Auf diesen Vorgang werden wir noch zurückzukommen haben. An dieser Stelle kommt es vor allem darauf an, zu zeigen, daß eben zwischen der geschlechtlichen und agamen Fortpflanzung durch Einzelzellen prinzipiell kein Unterschied ist. Die Fortpflanzung und die Fortpflanzungsorgane sind in beiden Fällen gleich und homolog. Bei *Chloro-*

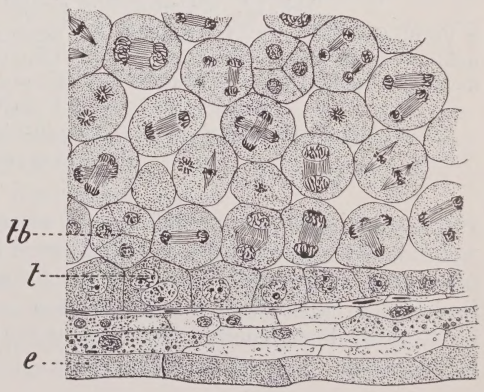


Abb. 11. Partie eines Pollensackes von *Pinus lauricio* mit Kernteilungen und Tetradenbildung in den Pollenmutterzellen. *e* Epidermis, *t* Tapetenzellen, *tb* Tetradenbildung.

Nach Coulter und Chamberlain aus Ernst.

gonium, einem Flagellat aus der Gruppe der Volvocineen (Abb. 12), unterscheiden sich die Gameten von den Agameten (Zoosporen) nur durch ihre geringe Größe, die daher kommt, daß bei der Gametenbildung vier Teilungsschritte hintereinander folgen, bei der Agametenbildung in der Regel nur zwei. Die kleineren Gameten von *Trichosphaerium* besitzen Geißeln, die größeren Agameten Pseudopodien (Abb. 74, S. 78). Erst mit der stärkeren Ausbildung der Geschlechts-

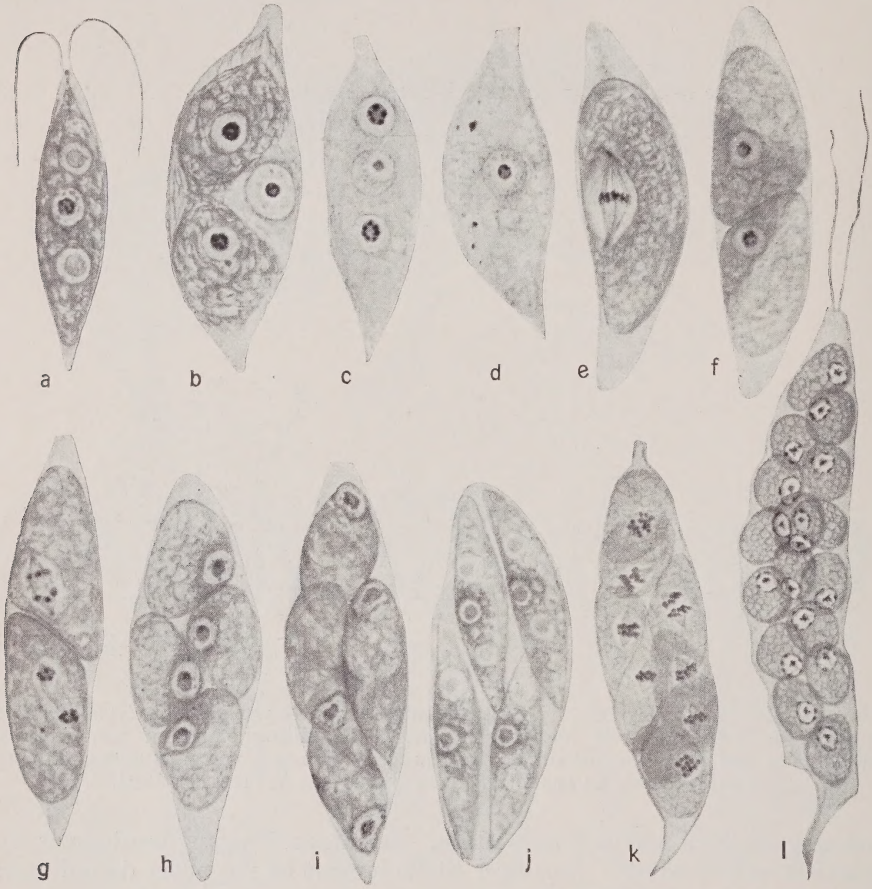


Abb. 12. *Chlorogonium elongatum* (Dangeard) (Volvocale).
a Vegetative Form, *b*—*j* 9 Stadien der agamen Fortpflanzung; *b*—*d* Auflösung der Pyrenoide; *e* erste Mitose; *f*—*h* Zwei- und Vierteilung; *i*, *j* Bildung der Basalkörner und der neuen Pyrenoide; *k*, *l* Endstadien der Gametenbildung; *k* Achtzellenstadium mit Mitosen (10 Chromosomen); 1 ein Sechszehnzellenstadium.
Nach fixierten und gefärbten (Safranin-Lichtgrün) Präparaten. Vergr. 1950fach. Nach Hartmann 1921.

verschiedenheit treten schärfere Unterschiede zwischen geschlechtlicher und agamer Cytogonie hervor. Vielfach wird in dem weiblichen Geschlecht die Fortpflanzung rückgebildet (Coccidien, *Vaucheria*, Saprolegnien), und auch sonst finden sich allerhand Besonderheiten oder besondere Hilfseinrichtungen, die im Gefolge der sexuellen Differenzierung der Befruchtung usw. dienen. Darauf brauchen wir hier nicht einzugehen.

Das Wesentliche ist, daß sich nicht nur die Spermienbildung, sondern auch die Eibildung der höheren Algen, wie *Cutleria*, *Dictyota* oder *Fucus*, grundsätzlich in derselben Weise vollzieht, wie die Bildung der Zoosporen. Und das Gleiche ist bei den Oomyceten und Ascomyceten der Fall. Aber auch die Entwicklung und die Ausbildung der männlichen (Antheridien) und weiblichen (Ascogone) Fortpflanzungsorgane bei Moosen und Farnen ist der der Sporangien dieser Pflanzen gleich; es handelt sich fraglos um homologe Bildungen. Daß sich dementsprechend auch die Homologie bei der Bildung der weiblichen und männlichen Organe der Blütenpflanzen durchführen läßt, ist verständlich, wenn auch hier die Verhältnisse durch die Reduktion der Haplophase (s. u.) verwischt erscheinen.

Es fragt sich nur noch, ob die Homologisierung der männlichen und weiblichen Geschlechtszellbildung sowie der männlichen und weiblichen Gonaden (Eierstock und Hoden) der Metazoen mit den agamen und gametischen multiplen Cytogonien der Protisten ebenfalls zu Recht besteht. Auch diese Frage kann bejaht werden. Wie bei *Volvox*, bei *Aglaozonia* oder einem Moos nur noch bestimmte Zellen und Zellgruppen die ursprünglich allen Zellen zukommende Fähigkeit der Fortpflanzung aufzeigen, während die anderen Somazellen geworden sind, so ist es auch bei den höheren Tieren. Es ist nicht so, daß das Tier während seiner Entwicklung aus irgendwelchem Zellmaterial ebenso wie andere Organe auch besondere Geschlechtsorgane ausbildet, sondern von Anfang an bleiben bestimmten Zellen oder Zellgruppen die Potenzen zur Fortpflanzung erhalten, während die übrigen sich zu Organ- und Gewebszellen differenzieren. Diese Fortpflanzungszellen sind entweder wie bei Schwämmen und Cölenteraten im ganzen Körper zerstreut (also übereinstimmend mit den embryonalen Zellen der Blütenpflanzen), oder aber sie werden von Anfang an als eine bestimmte kleine Zellgruppe, deren Teilungsenergie zunächst hinter der der gewöhnlichen, sich zu Organen differenzierenden Zellen zurückbleibt, an bestimmter Stelle des sich entwickelnden Embryo lokalisiert, um sich dann später zu vermehren und unter Zutritt von Hilfszellen Eierstock und Hoden zu bilden.

Natürlich ist die Ausbildung und Anordnung der Keimzellen in den einzelnen Gruppen der Metazoen, ihre Lagerung im Organismus, ihre Ausstattung mit allerhand Hilfsapparaten und Hilfsvorrichtungen, die der Ernährung, Begattung, Entleerung usw. dienen, bei den verschiedenen Klassen und Ordnungen der heteroplastiden Tiere außerordentlich verschieden und von einer allgemeinen Homologie dieser Gesamtausbildung kann natürlich nicht die Rede sein. Hier handelt es sich um Organisationen, die in den verschiedensten Gruppen selbständig erworben sind und nur bei dem Vergleich verschiedener Ordnungen untereinander in beschränktem Maße phylogenetische Bedeutung haben und als homolog gelten können. Aber um diese Organisationen dreht es sich bei unseren Betrachtungen überhaupt nicht. Nicht die Anordnung der Geschlechtszellen, sondern die Geschlechtszellenbildung an sich steht hier zur Diskussion. Und es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die Geschlechtszellen und ihre Vermehrungsfähigkeit vor aller sonstigen Metazoenorganisation vorhanden sind, daß sie es sind, die gewissermaßen aus sich die Körperzellen hervorgehen lassen, nicht umgekehrt die Körperzellen die Keimzellen bilden.

Ein Vergleich mit der Ausbildung der Somazellen in der Volvocineenreihe (*Eudorina*, *Pleodorina*, *Volvox* s. S. 5, 8 u. 9) macht uns das ohne weiteres klar. Bei *Eudorina* sind alle Zellen Fortpflanzungszellen und Körperzellen zugleich. Bei *Pleodorina* wird vorn ein Kranz von vier Zellen als Somazellen abgetrennt und verliert die Fähigkeit zur Fortpflanzung, während wir bei *Volvox* den größten Teil der Zellen als fortpflanzungsunfähige Körperzellen von den embryonalen

Zellen abgetrennt finden. Wie im letzten Fall, ist es im Prinzip bei allen vielzelligen, heteroplastiden Tieren. Die Keimzellen sind es, die allein ihren embryonalen Charakter, ihre dauernde Teilungsfähigkeit bewahren, und die Körperzellen stammen von ihnen ab. Man kann daher direkt die Keimzellen in gewissem Sinne mit den Protozoen resp. Protozoengenerationen vergleichen.

Aber auch die Anlage und die Ausbildung der Gonaden selbst zeigt besonders in den primitiveren Klassen der Metazoen noch vielfache Anklänge an die Keimzellbildung der Protisten, sei sie agam oder gametisch. So werden die Eier und Samenzellen der Mesozoen in der gleichen Weise gebildet wie die Agameten, und ein geschlechtsreifes Individuum der Mesozoen ist eigentlich nichts anderes als eine solide Masse von Keimzellen, die von einer einschichtigen Lage von somatischen Zellen umgeben wird (Abb. 13a). Der Bau der ganzen Tiere ist hier gewissermaßen einfacher als der des Sporogons eines Mooses. Ja, bei Dicyemidenweibchen zerfällt das ganze Individuum, auch die sonst somatischen Außenzellen, die hier ebenfalls zu Eiern werden, und es bleibt, wie bei der Vielfachteilung mancher Protozoen, nur ein Teil der Axialzelle als Restkörper übrig (Abb. 13b).

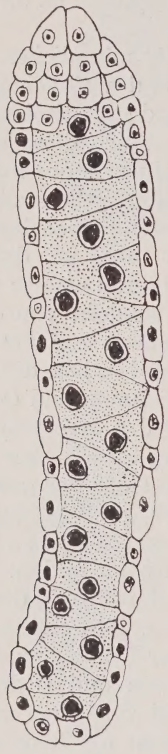


Abb. 13a. Weibchen von *Rhopalura Metschnikowi* (Mesozoon). Außen eine Schicht von somatischen Zellen, im Innern (dunkel) Eier. Vergr. 550fach. Nach Caullery und Mesnil 1901.

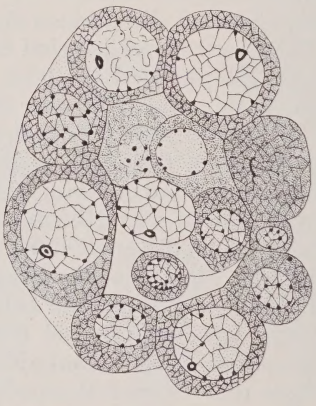


Abb. 13b. Weibchen von *Dicyema* (Mesozoon). Die äußeren Somazellen werden hier zu Eiern. Vergr. 1000fach. Nach Hartmann 1907.

Unter den eigentlichen Metazoen finden wir zwei verschiedene Typen der Gonadenanlage- und ausbildung. Bei dem ersten, einfachsten, der nur bei Spongien und Cölenteraten angetroffen wird, liegen die Keimzellen, die weiblichen wie die männlichen (diese in Nestern), einfach isoliert zerstreut in dem Gewebe des Tieres, bei den Spongien im Mesoderm, bei den Cölenteraten im Ento- oder Ectoderm (Abb. 14). Die Verhältnisse sind etwa der Verteilung der Agameten und Gameten bei *Volvox* vergleichbar. Vielfach finden sich aber auch schon bei Cölenteraten ganze Gruppen von Keimzellen zu Gonaden vereinigt und von somatischen Hilfszellen umschlossen; im Gegensatz zu den höheren Tieren sind sie aber hier in größerer Anzahl vorhanden. Charakteristisch für alle höheren

Gruppen ist die fast ausschließliche Ausbildung zweier meist bilateral angeordneter Gonaden, die in der Regel mit allerhand Hilfsvorrichtungen, die der Ernährung, Ableitung, Befruchtung usw. dienen, ausgestattet sind. Auf diese Verhältnisse brauchen wir für unsere Zwecke nicht näher einzugehen.

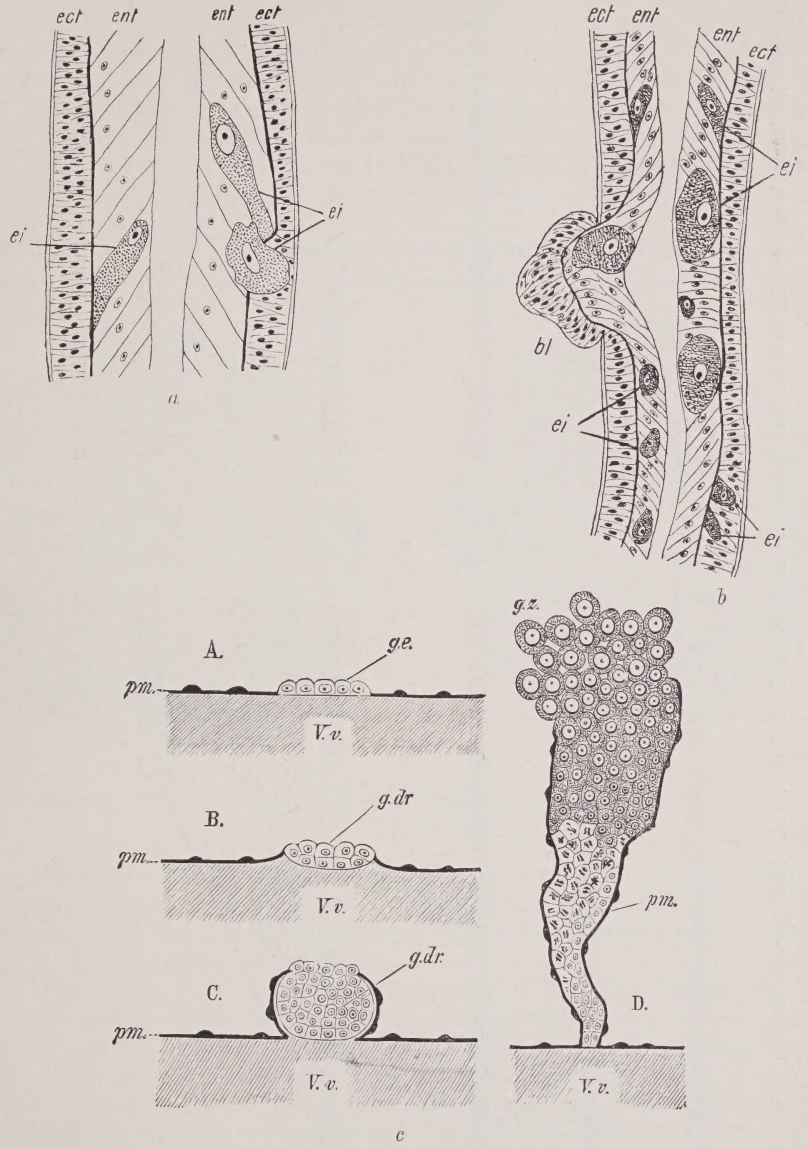


Abb. 14.

a und *b* Längsschnitt durch einen Zweig eines Hydroidpolypen *(Eudendrium racemosum)* mit wandernden Oocyten *(ei)* im Ektoderm *(ect)* und Entoderm *(ent)*, sowie Durchbrechen der Stützlamelle zum Durchtritt von einem in das andere Keimblatt, *bl* Blastostylknospe. c Entwicklung des Eierstockes eines Ringelwurmes *(Amphitrite rubra)*. A—*C* Keimepithel *(ge)* und Geschlechtsdrüse *(gdr)* als Wucherung des Peritonealepithels *(pm)*. *D* Ovarium mit sich loslösenden Oocyten *(gz)*, *Vv* = *dr* Bauchgefäß. *A* und *B* nach Weismann, *C* nach E. Meyer aus Korschelt 1913.

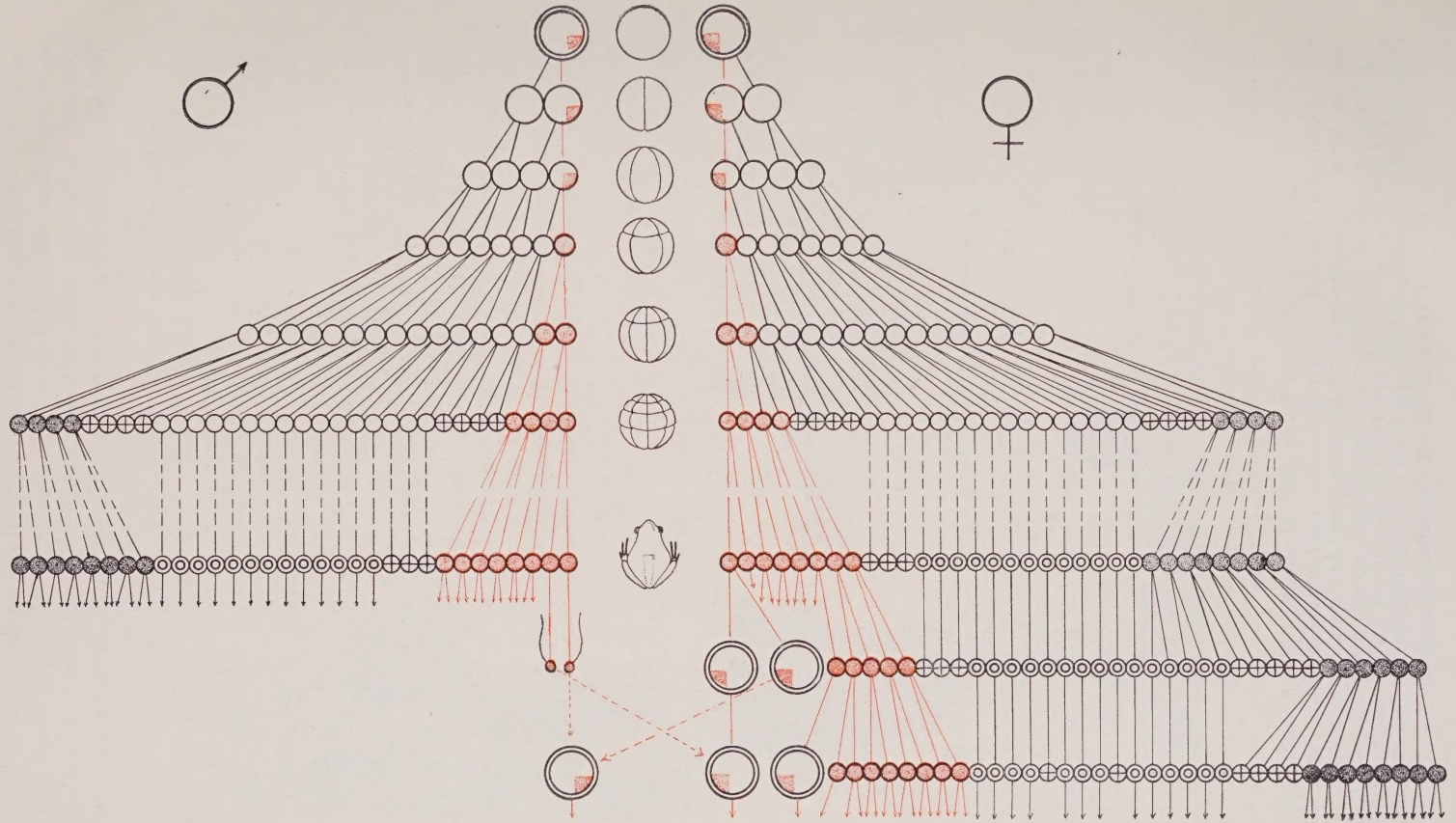


Abb. 15. Schematische Darstellung der Keimbahn und Somadifferenzierung. Keimbahn: rot. Embryonale Zellen: weiß. Differenzierte teilungsfähige Zellen: mit einem Ring in der Mitte. Absterbende Zellen: mit einem Kreuzchen. Meristematische Zellen: punktiert. — Vom sechsten Teilungsschritt an ist nur ein kleiner Bruchteil der Zellen gezeichnet. Die in der Mitte dargestellten Entwicklungsstadien des Frosches sollen die körperliche Anordnung der im Schema linear-stammbaumartig angeordneten Furchungszellen erläutern. Der im Ei rot punktierte Bereich stellt eine sog. „keimbahnbestimmende Substanz" dar. — Beim Männchen (♂) ist die Weiterentwicklung der Zellengenerationen nicht ausgeführt; sie ist eben so zu denken, wie rechts beim Weibchen. Nach Bělař.

Die niederen Ausprägungen diffuser und lokalisierter Ei- und Samenbildungen stimmen mit der Bildung der Fortpflanzungsorgane der Pflanzen überein, die in ihren Vegetationspunkten und sonstigen meristematischen Geweben dauernd vorhandene embryonale, meristematische Gewebe besitzen, die nicht nur jederzeit den Ausgangspunkt für Fortpflanzungszellen bilden, sondern auch (bei diesen sog. „offene" Systeme bildenden Organismen) dauernd alle sonstigen Organe hervorzubringen vermögen. Bei Cölenteraten *(Hydra)*, Turbellarien und Oligochäten, die mit den Pflanzen und Protozoen die Fähigkeit der vegetativen Vermehrung teilen, finden sich nämlich immer im Körper embryonale, dauernd fortpflanzungsfähige, nicht differenzierte Zellen, so die interstitiellen Zellen der Hydren (Hadżi, P. Schulze 1918) und die Neoblasten der Oligochäten (Hämmerling 1924). Diese ermöglichen eine größere Freiheit bei der Anlage der Gonaden.

Die Bildung streng lokalisierter Gonaden scheint (besonders wenn sie erst in späteren Entwicklungsstadien angelegt werden) auf den ersten Blick gegen

Abb. 16. Befruchtung (*a*) und Morula (*b*) von *Sagitta* (Pfeilwurm). *K* Keimbahnkörper. Nach Buchner 1910.

die hier vertretene Auffassung zu sprechen, daß die Keimzellen vor aller sonstigen Metazoenorganisation vorhanden seien. Doch hat die genauere Untersuchung solcher Fälle durch den Nachweis einer sog. Keimbahn gerade Beweise für die Richtigkeit dieser Auffassung gebracht.

Wir können hier natürlich nicht die ganze Fülle der im einzelnen sehr verschiedenartig ausgebildeten Keimbahntypen der mannigfachen Tiergruppen zur Darstellung bringen, sondern müssen uns mit einigen wenigen Beispielen begnügen. Das beigefügte Schema (Abb. 15) möge zunächst eine Vorstellung geben, in welcher Weise eine Keimbahn zur Ausbildung gelangt. Durch die drei ersten Teilungsschritte werden in unserem Schema acht Zellen gebildet, von denen eine mit besonderem Plasma ausgestattete (in der Figur rot bezeichnet) als Urkeimzelle anzusprechen ist, während die sieben übrigen undifferenzierte Furchungszellen darstellen, deren spätere Abkömmlinge sich zu den verschiedenen Organ- und Gewebszellen differenzieren. Die Urkeimzelle bildet weiterhin durch gleiche Teilungen, bei denen das besondere Plasma gleichmäßig verteilt wird, die Urkeimzellen (Oogonien und Spermatogonien), aus denen bei der Geschlechtsreife die funktionsfähigen Geschlechtszellen oder Gameten (Eier und Spermien) sich entwickeln.

Der verbreitetste Typ der Keimbahnbestimmung ist dadurch gekennzeichnet, daß das Protoplasma bestimmter Furchungszellen durch besondere Strukturen oder Einlagerungen, die entweder dauernd vorhanden sind oder

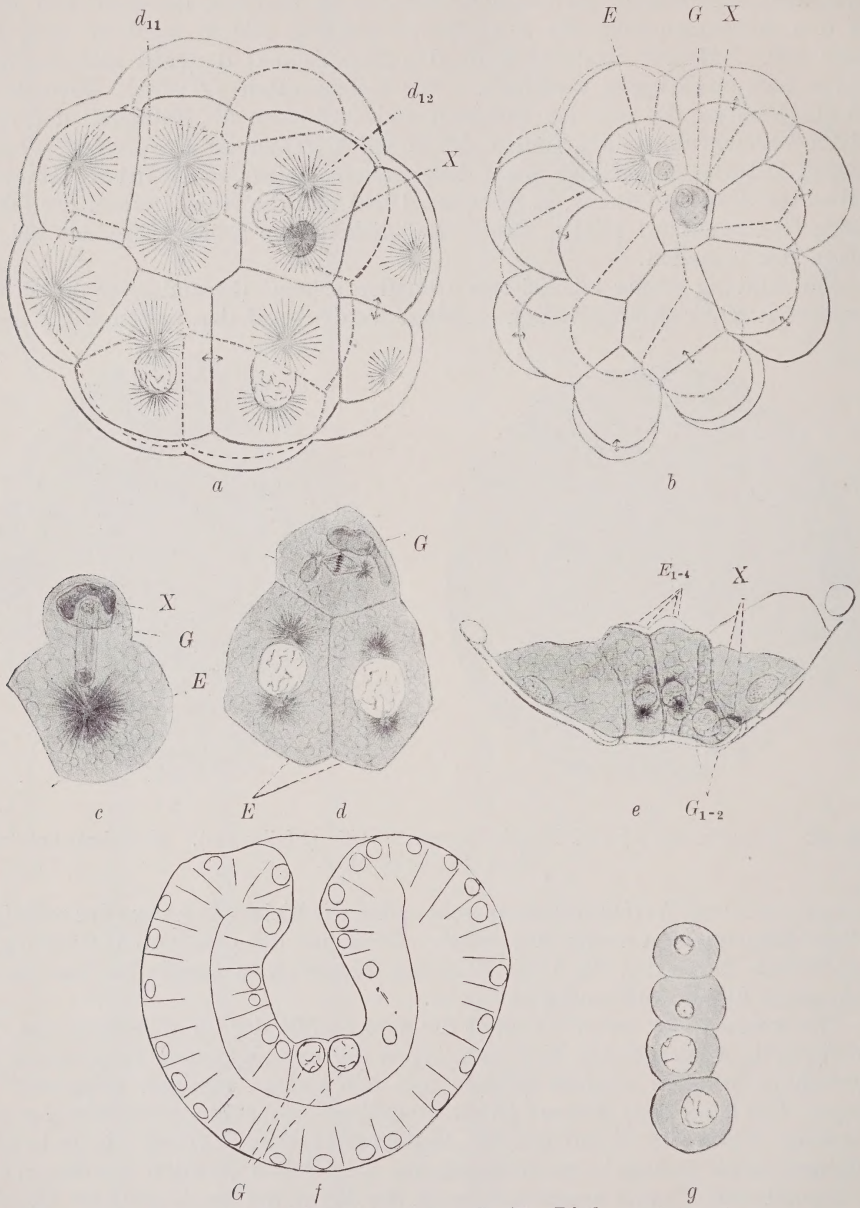


Abb. 17. *a* und *b* 16- und 32-Zellenstadium von *Sagitta* (Pfeilwurm) (gesehen vom vegetativen Pol) mit dem Keimbahnkörper *(X)* und einer der Zellen. *c* die Differentialmitose bei der Bildung des 32-Zellenstadiums. Es bilden sich die Zellen *G* mit *X* (Keimbahnkörper) und *E*; *d* die Mitose der Zelle *G* auf dem 63-Zellenstadium. Der Keimbahnkörper wird mitverteilt; *e* das Anfangsstadium der Gastrulation im Profil. Die Zellen *G* (1 und 2) und *E* (1—4) sind dunkler als die benachbarten. *f* fertige Gastrula mit den Keimbahnzellen *(G)* am Grunde; *g* die vier Urgeschlechtszellen (2 ♂, 2 ♀) soeben aus der 7. Keimbahnteilung hervorgegangen. Nach Elpatiewsky 1910.

periodisch während der Mitose auftreten, ausgezeichnet ist, und daß aus diesen Zellen schließlich die Urkeimzellen hervorgehen. Unter Umständen sind diese Strukturen bereits im ungeteilten Ei an bestimmten Stellen lokalisiert. So findet sich im Ei von *Sagitta* auf der den Richtungskörpern gegenüberliegenden Seite ein sich stark färbender Körper, der sog. Keimbahnkörper (Abb. 16). Die Herkunft dieses Körpers ist noch strittig, dagegen machen Buchner (1910) wie Elpatiewsky (1909, 1910), die unabhängig voneinander diese Verhältnisse genau

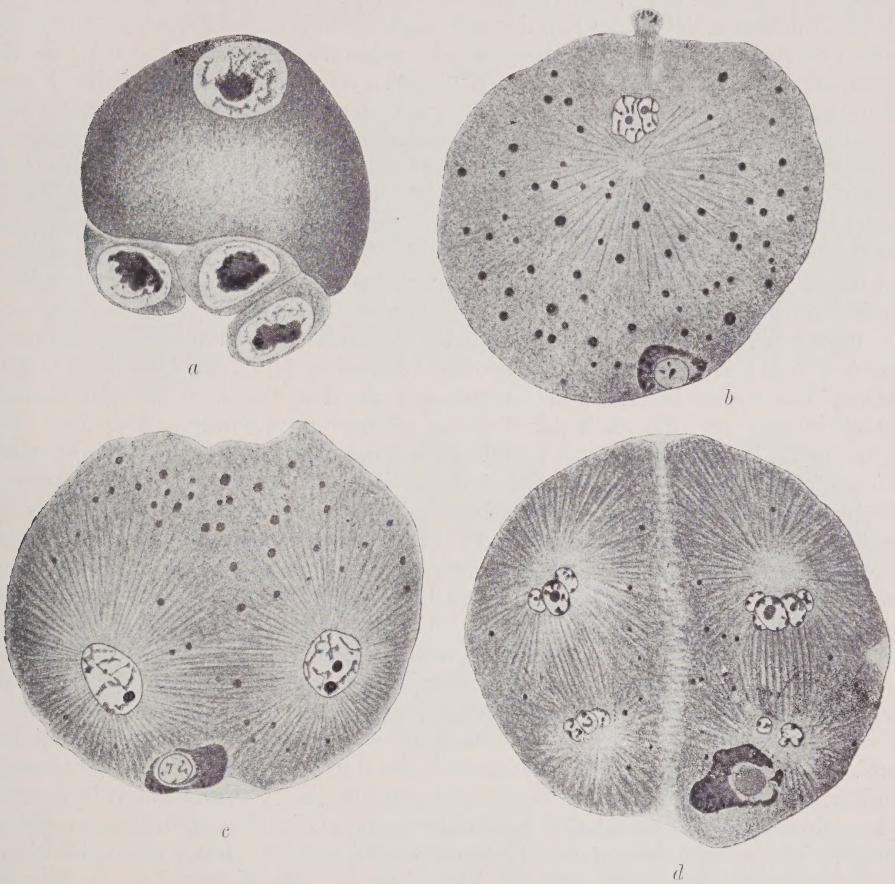


Abb. 18. Keimbahnbestimmung bei *Polyphemus* (Cladocere).
a Junge Oocyte mit 3 Nährzellen, *b* Ei nach der Reifeteilung, Keimbahnkörper, *c* der Keimbahrkörper kommt bei der 1. Furchungsteilung in eine Tochterzelle, *d* Zweizellstadium kurz vor der 2. Furchungsteilung. Keimbahnkörper am Pol nach der Kernteilung.
Nach Kühn 1908 aus Buchner 1915.

studiert haben, über das weitere Verhalten bei der Furchung völlig übereinstimmende Angaben. Er gerät bei den ersten Furchungsteilungen immer nur in eine Zelle, und zwar bis zum 16- resp. 32-Zellenstadium. Die beigefügte Abbildung (Abb. 17 a, b, c) zeigt die Differentialmitose bei der Bildung des 32-Zellenstadiums. Nun zerfällt der Körper in eine Anzahl Brocken, die bei der nächsten Teilung auf zwei Zellen verteilt werden (d). Diese beiden Zellen sind die beiden Urkeimzellen; sie bleiben in der Teilungsrate erheblich hinter den übrigen Furchungszellen zurück und kommen bei der nun folgenden Gastrulation auf den Boden

des Urmundes (e). Nach einer nochmaligen Teilung entstehen vier Zellen (g), aus denen später die Hoden und Ovarien werden.

Prinzipiell dieselbe Art der Keimbahnbestimmung findet sich bei Cladoceren und zwar bei Daphnien. Auch hier tritt z. B. bei *Polyphenus* nach Kühn (1908) ein sog. Keimbahnkörper auf, der bei den ersten vier Teilungsschritten in eine Tochterzelle gelangt. In diesem Falle ist auch die Herkunft des Keimbahnkörpers sicher gestellt. Es handelt sich um den degenerierten erschöpften Zellrest einer Nährzelle (während der Wachstumsperiode der Eier finden sich regelmäßig drei solcher Nährzellen bei jedem Ei), der während der Reifeteilung des parthenogenetischen Sommereies an der der Reifespindel gegenüberliegenden Stelle in das Eiplasma einbezogen wird (Abb. 18a). Während anfangs die Zellennatur des Keimbahnkörpers noch erkennbar ist, zerfällt er vor dem vierten Teilungsschritt in ein stark lappiges Gebilde, das sich einem der beiden Spindelpole anlegt. Die daraus resultierende Tochterzelle wird endgültig zur Urgeschlechtszelle, indem nun der Körper in einzelne Brocken zerfällt. Diese Zelle bleibt bei dem fünften Teilungsschritt in der Teilung zurück; die Brocken werden nun bei ihrer Teilung auf beide Tochterzellen verteilt, die die beiden Urgeschlechtszellen darstellen. Bei ihnen ist auch weiterhin die Teilung außerordentlich gehemmt. Auf dem 236-Zellstadium finden sich erst vier Urgeschlechtszellen.

Einen davon abweichenden Modus der plasmatischen Keimbahnbestimmung findet sich bei der Cladocerenfamilie der Copepoden (z. B. *Cyclops* nach Amma 1911). Hier treten bei der Furchungsmitose an dem einen Spindelpol körnige Einlagerungen auf, die nach der Teilung wieder verschwinden (Abb. 19). Bei der nächsten Teilung wiederholt sich derselbe Vorgang und auf diese Weise kommt es ebenfalls zu einer Sonderung einer bestimmten Zelle in einem späteren Furchungsstadium, die als Urgeschlechtszelle anzusprechen ist. Auch hier ist die durch die körnigen Einlagerungen (Ektosomen genannt) bei der Mitose charakterisierte Zelle durch eine Verzögerung der Teilungsenergie ausgezeichnet. Erst in einem Stadium von 61 Zellen erfolgt bei *Cyclops* die Teilung der Körnerzelle in zwei Urgeschlechtszellen, wobei die Körner diesmal nicht an einem Pol auftreten, sondern im ganzen Plasma zerstreut sind (Abb. 19 d—f).

Bei dem Spulwurm *Ascaris megalocephala* hat Boveri (1899) einen ganz anderen Typus der Keimbahnbestimmung nachgewiesen, der von anderen Forschern in verschieden modifizierter Weise auch für andere Nematodenarten gefunden wurde. Die Keimbahn wird hier scheinbar nicht durch Strukturen im Protoplasma, sondern durch Differenzen am Kern, und zwar an den Chromosomen bestimmt, indem durch den Vorgang der Kerndiminution in den somatischen Zellen Teile der Chromosomen aus dem Kern eliminiert werden. Doch dient die Kerndiminution gewissermaßen nur als Indikator für die Keimbahn, da Boveri später gezeigt hat, daß diese Kerndifferenzen durch Verschiedenheiten des Protoplasma induziert werden (s. Art. Schleip in Bd. III A). Schon bei den zwei ersten Furchungszellen macht sich die Verschiedenheit bemerkbar. Von den zwei Zellen des Zweizellenstadiums teilt sich nämlich nur die eine in normaler Weise (P_1), in der zweiten aber zerfallen die Chromosomen in der Mitte in eine Anzahl kleiner stäbchenförmiger Teile, während die beiden Enden kompakt bleiben (S_1 Abb. 20). Während der Rekonstruktion der Tochterkerne gelangen diese Kernenden nicht in die Tochterkerne hinein, sondern bleiben im Protoplasma zurück (II, III). Der Vorgang der Kerndiminution wiederholt sich in den nächsten Teilungen an dem einen Abkömmling der P_1—P_3-Zellen in derselben Weise bis zum 16-Zellenstadium (VI—VIII). Daraus resultieren 15 Zellen mit diminuierten kleinen Kernen und nur eine, die das gesamte Chromatin erhalten hat. Die Abkömmlinge der diminuierten Zellen werden später zu den Somazellen (Abb. 20,

21). Erst nach dem fünften Teilungsschritt gibt die Keimbahnzelle keine somatischen Zellen mehr ab, sondern teilt sich in zwei gleiche Zellen, die den ganzen Chromatinkomplex erhalten; diese beiden Zellen sind dann die beiden Urgeschlechtszellen, aus denen später Hoden und Ovarien gebildet werden.

Weitere Fälle von Keimbahnbestimmung durch Kerndiminuition finden sich bei Insekten. Ein besonders schöner Fall ist bei Gallmücke *Miastor* von KAHLE (1908) beschrieben. Hier spielt sich während der dritten und vierten Furchungsteilung der parthenogenetischen Eier von *Miastor* eine ähnliche Diminuition ab, wie

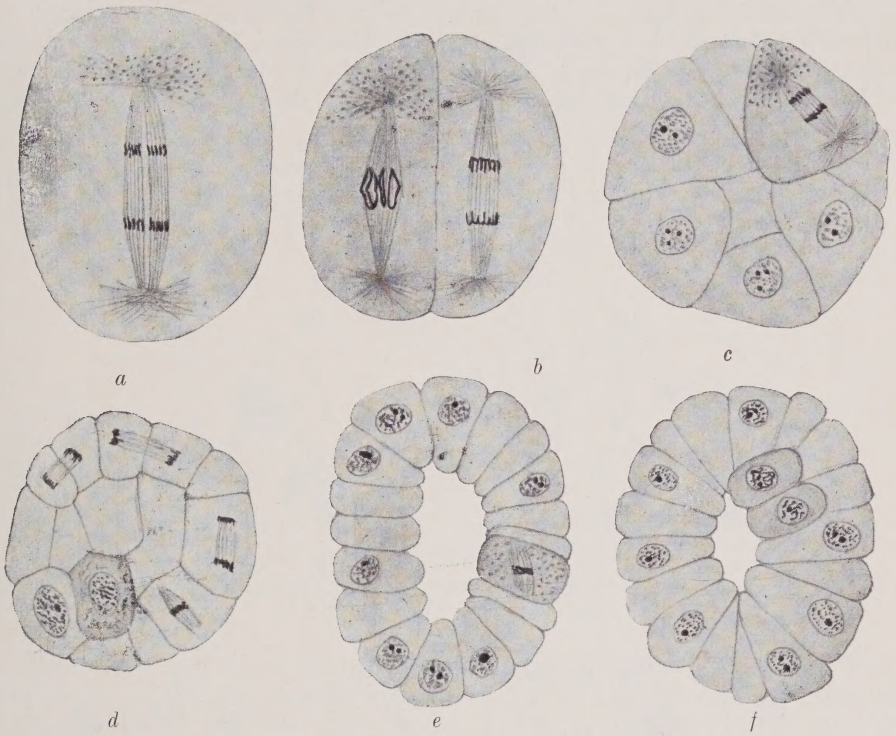


Abb. 19. Furchung und Keimbahnbestimmung bei *Cyclops fuscus* (Cladocere). *a* Ektosomen an einem Pol der 1. Furchungsspindel, *b* desgl. bei der 2. Furchungsteilung, die Zelle mit Ektosomen in der Teilung etwas zurück, *c* desgl. Ende des 5. Teilungsschnittes, *d* erste Urgeschlechtszelle, Ektosomen in der Zelle verteilt, Beginn des 6. Teilungsaktes (Übergang vom 32- zum 62-Zellstadium), *e*, *f* Teilung der primären Urgeschlechtszelle in 2 (Schluß des 7. Furchungsschnittes (127 Zellen + 1 Ug). Nach AMMA 1911 aus BUCHNER 1915.

bei *Ascaris*. Doch erfahren zum Unterschied von den Ascariden diese somatischen Kerne nicht nur eine einmalige Diminuition, sondern sie machen diesen Prozeß zweimal durch. Bald nach dem Ende der zweiten Furchungsteilung wandert der zur Urgeschlechtszelle bestimmte Kern in das Hinterende des Eies. Bei der Teilung der drei anderen Kerne schnürt jede Chromosomenhälfte während der Anaphase ein dem Spindelpol zugeführtes Stück ab, welches in den Tochterkern einbezogen wird, während die distalen Teile jedes Spalthälftenpaares im Spindeläquator liegen bleiben und schließlich resorbiert werden (Abb. 22).

Die eben geschilderten Vorgänge der Keimbahnbestimmung bestätigen somit unsere obige Aussage, daß die Geschlechtsorgane (Gonaden) nicht von den

Körperzellen gebildet werden, sondern daß umgekehrt die Urgeschlechtszellen die Körperzellen abgeben.

3. Parthenogenese und Apogamie

Gameten können sich unbefruchtet entwickeln und dasselbe Schicksal erleiden wie die befruchteten Zygoten. Diesen Vorgang bezeichnet man als

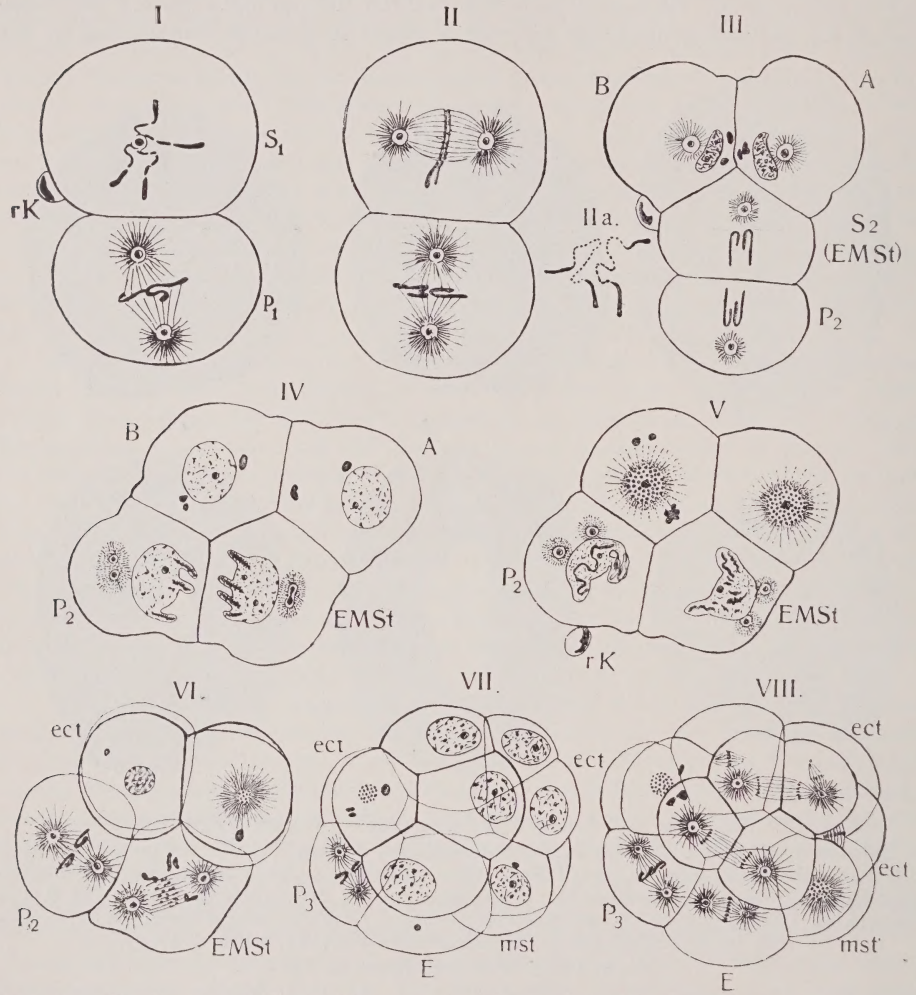


Abb. 20. Furchung und Diminuition bei *Ascaris megalocephala* (Nematode). S_1 Ursomazelle, P_1—P_3 Stammzellen der Geschlechtszellen, S_2 2. Ursomazelle *(EMSt)*, *ect* Ektodermanlage, *mst* Anlage von Mesoderm und Stomadäum, *rk* Richtungskörper. IIa Chromosomen der Ursomazelle. Nach Boveri 1899.

Parthenogenese. Dieselbe Entwicklung wie die der befruchteten Zygoten kann aber auch von gewöhnlichen vegetativen Zellen ihren Ausgang nehmen, was dann als Apogamie bezeichnet wird (Winkler[1]) 1908, Hartmann 1909).

1) Winkler definiert Apogamie als die apomiktische Entstehung eines Sporophyten aus vegetativen Zellen des Gametophyten. Diese Definition ist etwas zu einseitig für pflanzliche Verhältnisse bestimmt und wird nicht in der Weise allen Möglichkeiten gerecht wie die hier ausgesprochene Formulierung.

Bei Organismen, bei denen Befruchtung mit Fortpflanzung verknüpft ist, stellt somit die Parthenogenese eine Fortpflanzung dar durch eine geschlechtlich differenzierte, ursprünglich für eine Befruchtung bestimmte Keimzelle (Gamete), doch ohne Befruchtung. In der Regel handelt es sich um die Entwicklung unbefruchteter Eier, doch kommt bei niederen Organismen mit geringer geschlechtlicher Differenzierung der Gameten auch Entwicklung männlicher Keimzellen vor, z. B. bei der Braunalge *Ectocarpus siliculosus*, sodaß hier eigentlich von Ephebogenesis gesprochen werden sollte. Bei der Parthenogenesis handelt es sich mithin um eine teilweise rückgebildete, geschlechtliche Fortpflanzung. Sie findet sich in manchen Tiergruppen in weiter Verbreitung und wechselt vielfach mit normaler, geschlechtlicher Fortpflanzung in bestimmter Weise ab (s. unten Generationswechsel). Mit Winkler kann man zwei Sorten von Parthenogenesis unterscheiden, somatische oder diploide Parthenogenesis, wenn das

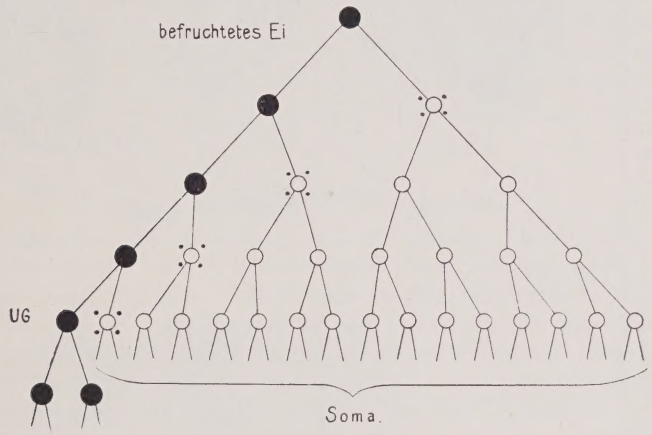


Abb. 21. Schema der Furchung von *Ascaris megalocephala* (Nematode) zur Demonstration der Keimbahn. Nach Boveri.

Ei einen Kern mit der diploiden Chromosomenzahl besitzt, und generative oder haploide Parthenogenesis, wenn der Kern des Eies die reduzierte haploide Chromosomenzahl aufweist.

Wo bei Pflanzen (Farnen und Blütenpflanzen) Parthenogenese sich findet, fehlt in der Regel die geschlechtliche Fortpflanzung vollständig, und es handelt sich fast immer um diploide Parthenogenesis.

Bei Metazoen ist die Parthenogenese weiter verbreitet und eine seit langer Zeit bekannte Erscheinung, und zwar gibt es hier sowohl diploide wie haploide Parthenogenesis. Die erste wird bei Aphiden, Schmetterlingen, Cladoceren, Ostracoden und Nematoden angetroffen, ferner bei Rotatorien (bei den sog. amiktischen Weibchen, die nur parthenogenetische Weibcheneier produzieren) und vermutlich bei Trematoden. Die letztere ist mit Sicherheit nur von Hymenopteren (Bienen, Wespen), einer Milbe, sowie den Männcheneiern der Rotatorien bekannt. (Sie steht hier mit den Mechanismen der Geschlechtsbestimmung in Verbindung, indem aus den haploid-parthenogenetischen Eiern nur Männchen hervorgehen, s. Bd. II D.) Für die Erberscheinungen besteht natürlich ein wesentlicher Unterschied darin, ob ein Organismus sich haploid- oder diploid-parthenogenetisch entwickelt. Im letzten Falle tritt natürlich keine Aufspaltung ein, da an dem Chromosomenbestand sich nichts ändert, während im ersten Falle infolge der stattgefundenen Reduktionsteilung Aufspaltungen eintreten können. (Genaueres

über die Bedeutung der haploiden Parthenogenesis für die Theorie der Vererbung s. bei Bělař, Bd. I B, ferner Rosenberg Bd. II L und Seiler Bd. II M.)

In der Regel wird die natürliche Parthenogenese bei Tieren neben normaler zweigeschlechtlicher Fortpflanzung angetroffen und wechselt in vielen Fällen

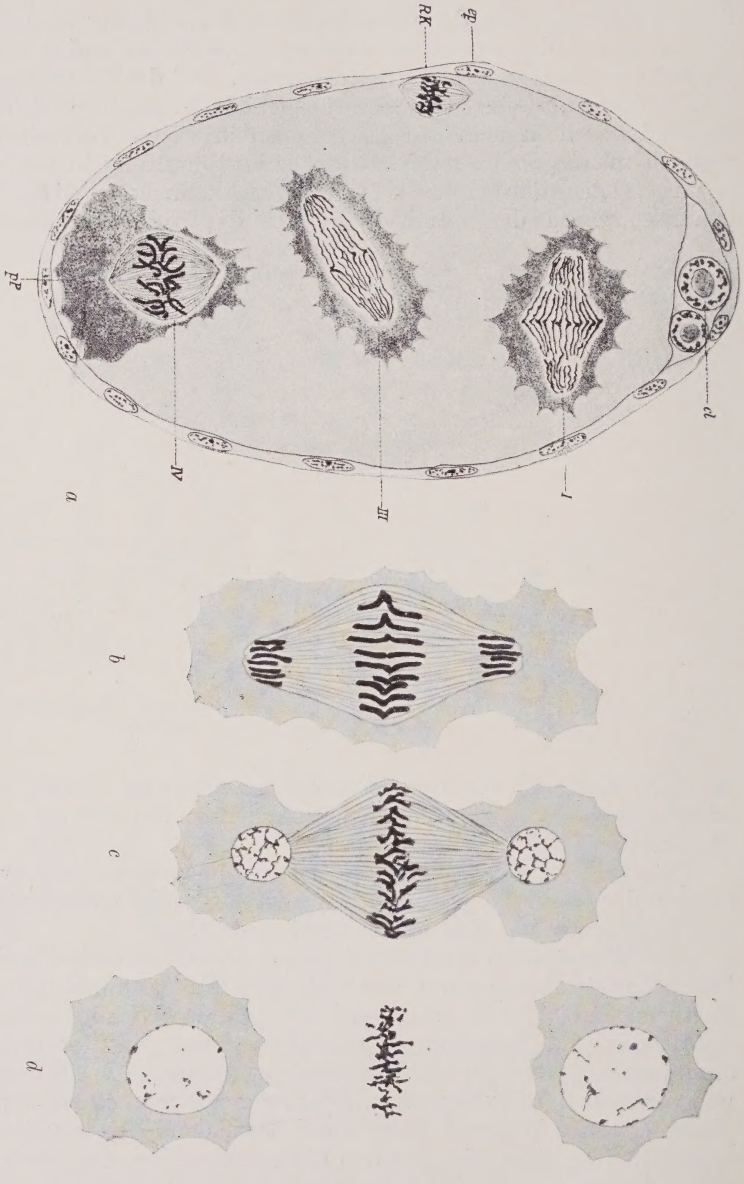


Abb. 22. Chromatindiminution bei *Miastor metraloas* (Gallmücke [Diptere]). *a* Längsschnitt durch das ganze Ei; dritte Furchungsteilung; die Spindeln der vier Deszendenten des Eikerns (die Entwicklung ist parthenogenetisch!) sind mit römischen Ziffern bezeichnet; Spindel II liegt nicht im Schnitt (sieht ebenso aus wie I und III). I, III Teilungsfiguren der „somatischen Kerne"; die Chromosomenenden sind soeben abgestoßen worden. IV Teilungsfigur des Keimbahnkerns (nach dieser Teilung schnürt sich das Protoplasma (*p.P.*) mit dem unteren Tochterkern als Urgeschlechtszelle ab). *RK* = Teilungsfigur des ersten (und einzigen) Richtungskerns. *ep* = Follikelepithel. *b*, *c*, *d* Weiterer Verlauf der Diminution (vierter Teilungsschritt). Nach Kahle 1908 aus Bělař 1928.

mehr oder minder regelmäßig mit ihr ab. Doch gibt es auch eine nicht unbeträchtliche Zahl von Fällen, bei denen sie die ausschließliche Art der Fortpflanzung darstellt. Das ist z. B. bei gewissen Cladoceren, Ostracoden und Nematoden der Fall, ferner bei bestimmten Rassen von *Artemia salina*, Asseln und Schmetterlingen, von welchen an bestimmten Fundorten nur parthenogenetische Weibchen

zu finden sind. Hier liegen die Verhältnisse offenbar ähnlich wie bei den meisten parthenogenetischen Pflanzen.

Schließlich sei noch erwähnt, daß die Gameten mancher Protozoen und Algen sich verhältnismäßig leicht parthenogenetisch zu entwickeln vermögen und zwar nicht nur weibliche, sondern auch männliche. So gelingt es nach Klebs (1896) durch einfaches Überführen der gametenbildenden *Spirogyra*-Fäden in Nährsalzlösung die Gameten dazu zu veranlassen, sich ohne Kopulation direkt in zygotenartige Cysten zu verwandeln und später wie Zygoten zu keimen. Bei der Braunalge *Ectocarpus siliculosus* gelangen die isoliert gehaltenen Gameten weiblicher wie männlicher Pflanzen direkt zur Ruhe, bilden Cystenmembranen und keimen alsdann (Berthold 1881, Hartmann 1925). In allen diesen Fällen liegt haploide Parthenogenesis vor.

Apogamie ist bisher nur in einigen Fällen bei Farnen und Blütenpflanzen bekannt geworden, und zwar sowohl haploide wie diploide, während bei Tieren noch kein Fall von Apogamie bisher aufgezeigt worden ist. Mit diesen kurzen Bemerkungen über die Erscheinung der Apogamie und Parthenogenese können wir uns begnügen, da die genaue Schilderung dieser Erscheinungen und ihrer Bedeutung für die Vererbung in diesem Handbuch in besonderen Abhandlungen zur Darstellung gelangt (Bd. II L u. M).

b) Vegetative Propagation

Die vegetative Fortpflanzung durch vielzellige Fortpflanzungskörper ist eine Erscheinung, die sich in verschiedenen Organismengruppen ganz sekundär als Anpassung an spezielle Verhältnisse herausgebildet hat, und es ist nicht angängig, sie mit der ungeschlechtlichen Cytogonie in eine Linie zu stellen. Eher könnte man sie noch, da es sich um eine sekundäre Fortpflanzungsweise handelt, mit der Apogamie zusammenbringen, die sich aber dadurch unterscheidet, daß die Entwicklung bei letzterer von einer einzelnen Zelle ihren Ausgang nimmt. Schon die überaus mannigfaltige und verschiedene Art, wie die vegetativen Vermehrungsvorgänge selbst bei nahe verwandten Organismen sich abspielen, zeigt deutlich, daß es sich hier um sekundär erworbene Vorgänge handelt.

Rein äußerlich betrachtet, vollzieht sie sich bei Tieren oft in ähnlicher Weise wie die Zellfortpflanzungen, d. h. entweder durch Teilung oder durch Knospung oder durch fortgesetzte Knospung, Stolonisation, Fragmentation usw.). Bei den Pflanzen kommt dann noch hinzu Vermehrung durch Ausläufer und Brutzwiebeln und schließlich bei Pflanzen wie Tieren eine vegetative Vermehrung durch im Körperinnern gebildete vielzellige Teilstücke, wie die sog. Gemmulae der Schwämme, die Statoblasten der Moostierchen, die Brutknospen der Moose usw.

Die üblichen Einteilungen der vegetativen Vermehrungsvorgänge beziehen sich auf rein äußerliche Züge und lassen keine inneren Zusammenhänge erkennen. Wir können auf eine solche Gruppierung sowie überhaupt auf eine genaue Darstellung auch nur der wichtigsten Typen vegetativer Vermehrung in diesem Zusammenhang um so eher verzichten, als alle diese vegetativen Vermehrungsvorgänge, mögen sie bei diploiden oder haploiden Organismen oder Entwicklungsstadien sich abspielen, für das Vererbungsgeschehen belanglos sind, da an der erblichen Konstitution durch diese Art der Fortpflanzung ja nichts geändert wird.

Es sei nur noch hervorgehoben, daß bei vielzelligen Tieren vegetative Vermehrungsvorgänge natürlich nur da möglich sind, wo mehr oder minder embryonale Zellen in größerer Anzahl sich finden, also ähnliche Verhältnisse vorliegen wie bei den Pflanzen. Das ist aber nur in den niederen Klassen der Fall,

die keine ausgesprochene Keimbahn besitzen (Cölenteraten, Turbellarien, Ringelwürmer usw.).

Nur ein Beispiel einer vegetativen Vermehrung sei hier aus Gründen, die wir gleich kennen lernen werden, besonders beschrieben, die merkwürdige, unter dem Namen Polyembryonie bekannte vegetative Vermehrung parasitischer Hymenopteren (P. Marchal 1904). Es handelt sich um Schlupfwespen wie *Poly-*

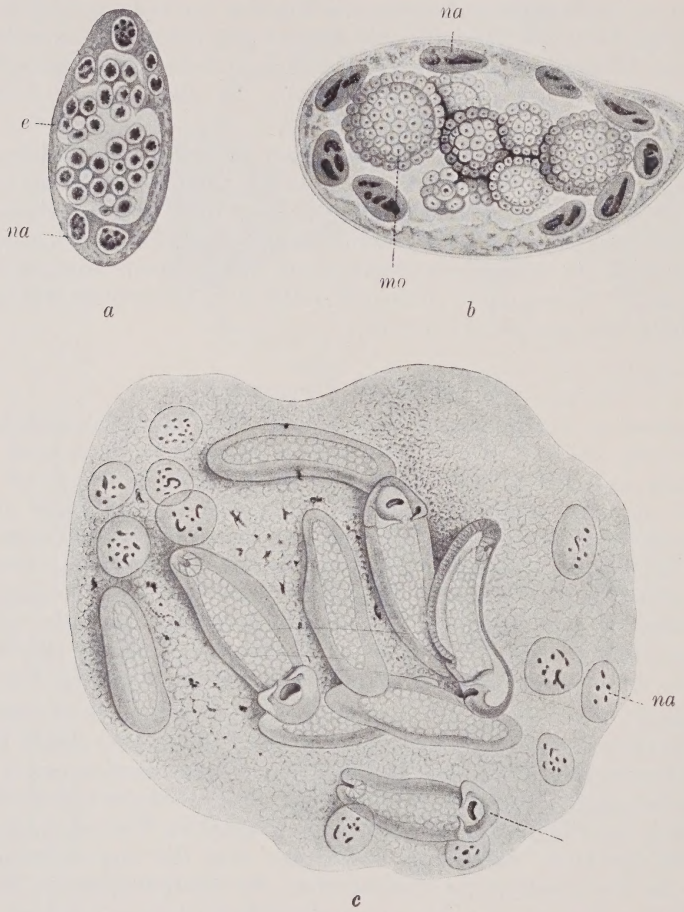


Abb. 23. Keime von *Polygnotus minutus* (Hymenoptere) im embryonalen Gewebe eines Schmetterlings.

a Amnion mit Paranukleen *(na)* innerhalb der Keim mit embryonalen Kernen *e*, in vegetativer Teilung begriffen. *b* Die Keime im Morulastadium *(mo)*, *na* Paranuclei des Amnion. *c* Die Keime im Embryonalstadium. Nach Marchal 1904 aus Goldschmidt 1927.

gnotus minutus und *Encyrtus fuscicolis*, deren Eier in Eiern von Schmetterlingen abgelegt werden und sich dort entwickeln. Die Entwicklung vollzieht sich innerhalb eines von dem Keime selbst gebildeten Amnions, in dem sich zunächst eine Anzahl embryonaler Kerne findet (Abb. 23). Letztere sammeln Plasmabezirke um sich, und einzelne derartiger embryonaler Zellen treten zu morulaartigen Zellgruppen zusammen, die sich durch vegetative Teilung außerordentlich vermehren. Auf diese Weise entsteht aus einem einzigen Ei eine große

Anzahl von Embryonen. Ähnliche Erscheinungen sind auch bei anderen Tieren, wenn auch nicht in diesem ausgeprägtem Maße bekannt, z. B. die Entstehung von stets vier bis acht Embryonen gleichen Geschlechtes aus einem Ei bei den Gürteltieren.

Diese Fälle von Polyembryonie sind deshalb besonders erwähnenswert, weil die erzeugten Nachkommen zunächst den Eindruck erwecken, als ob sie aus normaler geschlechtlicher Fortpflanzung hervorgegangen wären. Da aber in frühem embryonalen Zustand eine vegetative Vermehrung zwischengeschaltet ist, so können in erblicher Hinsicht die so erzeugten Tiere nicht wie normal geschlechtlich erzeugte diploide Organismen beurteilt werden. Denn als Produkte einer vegetativen Vermehrung sind alle Abkömmlinge eines solchen Eies in genetischer Hinsicht gleich und können auch bei Heterozygotie der Eltern keine Aufspaltungen aufweisen.

II. Die Erscheinungen der Befruchtung

Für die richtige Beurteilung der Vererbungserscheinungen, speziell bei Bastardierungen ist es von wesentlicher Bedeutung, an welcher Stelle des ganzen Entwicklungszyklus sich die einzelnen Etappen der Befruchtung abspielen. Die Befruchtung ist nämlich nicht, wie das meist früher, ja teilweise noch heute dargestellt wird, ein einmaliger Akt, der in der Verschmelzung der Gameten und der Gametenkerne besteht, sondern sie setzt sich, wie die folgende Darstellung zeigen wird, aus einer Reihe von Einzeletappen zusammen, wobei neben dem eben genannten zunächst am meisten in Erscheinung tretenden Akt der Gametenvereinigung vor allem gewisse vorbereitende Akte, die wesentlich in der Herbeiführung der sexuellen Differenzierung, der Gametenreife, bestehen, sowie der Gametenkopulation folgende Akte, die wir als Reduktionserscheinungen im weiteren Sinne bezeichnen können, in gesetzmäßiger Weise miteinander verknüpft sind. Die verschiedenen Teilprozesse können rasch hintereinander an der gleichen Stelle des Entwicklungszyklus sich abspielen, sie können aber auch zeitlich oder räumlich ganz voneinander getrennt an verschiedenen Stellen desselben sich vollziehen. Wenn wir von den Erscheinungen der sexuellen Differenzierung absehen, so sind es vor allen Dingen der Ort der Gametenvereinigung und der Ort der Reduktion im Entwicklungsverlauf eines Organismus, die das Vererbungsgeschehen maßgebend bestimmen.

Wenn auch zwischen höheren Tieren und Pflanzen insofern ein Unterschied besteht, als bei letzteren zwischen die Reduktion und die eigentliche Befruchtung eine kleine haploide Generation eingeschaltet ist (näheres darüber s. S. 48, 49), so tritt dieselbe äußerlich doch so wenig in Erscheinung, daß man sagen kann, die Befruchtung der Tiere und Pflanzen vollziehe sich in geradezu schematischer Gleichheit in Form von Eibefruchtung mit vorausgehender Reduktion. Demgegenüber treffen wir bei Protisten, Thallophyten und Kryptogamen nicht nur eine außerordentliche Verschiedenheit hinsichtlich des Ortes der Reduktion, sondern auch die Bildung und Vereinigung der Gameten selbst zeigt eine überraschende Mannigfaltigkeit, ja kann so weit von dem typischen Geschehen abweichen, daß viele Befruchtungsvorgänge dieser Organismen lange nicht als solche erkannt wurden. Nicht nur für die Erkennung der Wesenszüge und die richtige physiologische Erklärung der Befruchtungserscheinungen an sich ist daher eine Kenntnis der verschiedenartigen Befruchtungsvorgänge unerläßlich, sie kann auch nicht entbehrt werden, wenn man die als Folgeerscheinung der Befruchtung auftretenden Vererbungsvorgänge richtig verstehen will.

a) Eibefruchtung der Metazoen

Mit der typischen Eibefruchtung der vielzelligen Tiere sei die Darstellung begonnen und zwar an dem Beispiel der Befruchtung des Seestern- resp. des Seeigeleies. Das Seesternei wird im unreifen, unreduzierten Zustand in das Seewasser entleert, ein Reiz des neuen Mediums veranlaßt es zur Reifung, d. h. zu zwei rasch aufeinanderfolgenden Kernteilungen, welche die Reduktion

bewirken. Aus dem großen Eikern, dem sog. Keimbläschen, bilden sich die Chromosomen der ersten Reifungsteilung, die in die inzwischen zur Ausbildung ge-

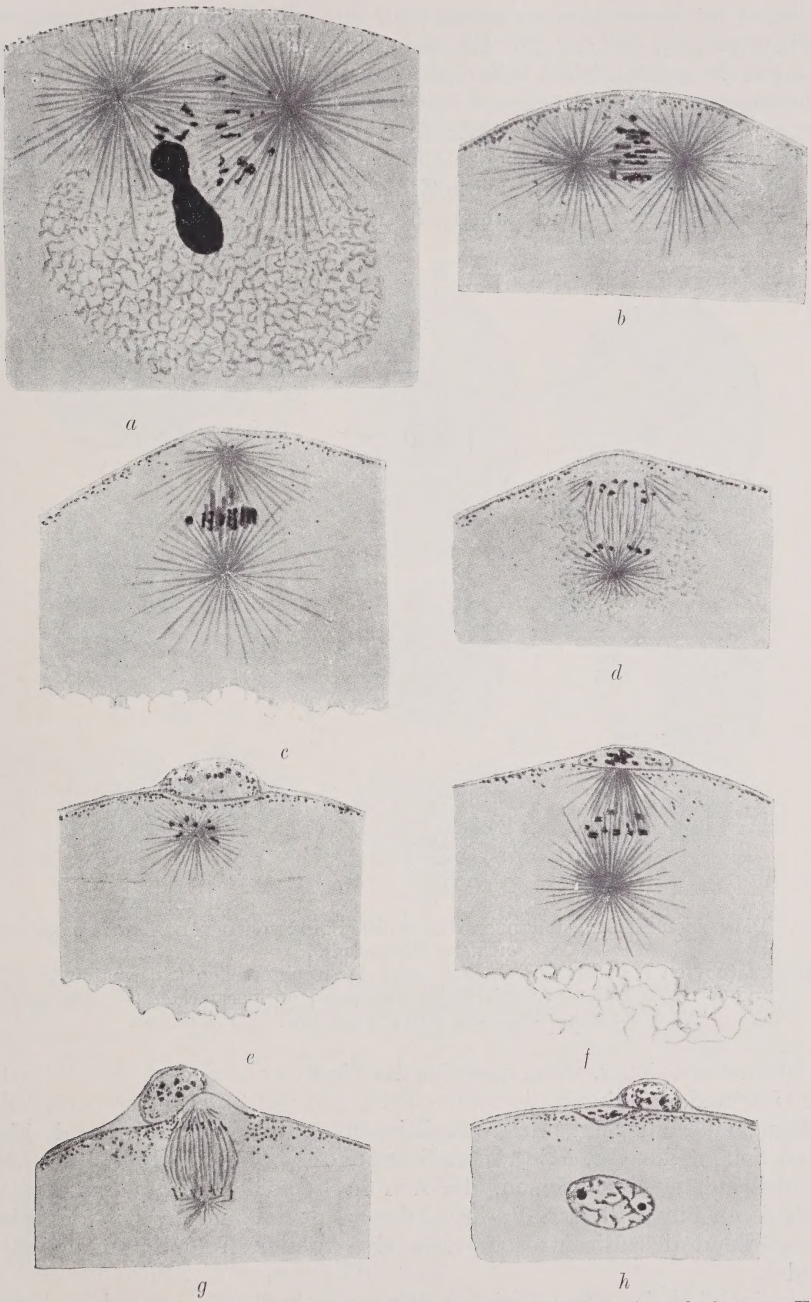


Abb. 24. *Asterias glacialis* (Seestern). Reifungsteilungen des Eies (Ausschnitte aus Eidurchschnitten). *a*—*d* Erste Reifungsteilung. *a*, *b* Übergang zur Metaphase. *c* Metaphase. *d* Telophase. *e* Kurz nach der Abschnürung des ersten Richtungskörpers. *f*, *g* Zweite Reifungsteilung. *f* Metaphase. *g* Späte Anaphase. *h* Kurz nach der Abschnürung des zweiten Richtungskörpers, unten der reife Eikern. Nach Buchner 1915.

langte Kernspindel einrücken. Die Chromosomen treten sofort in Form von Tetraden in reduzierter haploider Zahl auf (Abb. 24). Bezüglich der genauen Vorgänge der Reduktionsteilung sei auf den Artikel von Bělař, die cytologischen Grundlagen der Vererbung, verwiesen (Bd. I B). Hier können wir uns mit dem Hinweis begnügen, daß der grundsätzliche Unterschied zwischen der Reduktionsteilung von der gewöhnlichen Teilung darin besteht, daß durch sie die Normalzahl der Chromosomen der vielzelligen Tiere, die als diploid bezeichnet wird, auf die Hälfte herabgesetzt, reduziert wird; sie wird dadurch haploid. Es geschieht dies in der Weise, daß bei einer der Kernteilungen ganze Chromosomen auf die Tochterkerne verteilt werden. Diese Zahlenreduktion der Chromosomen ist das Wesentliche bei der Ei- und Samenreifung.

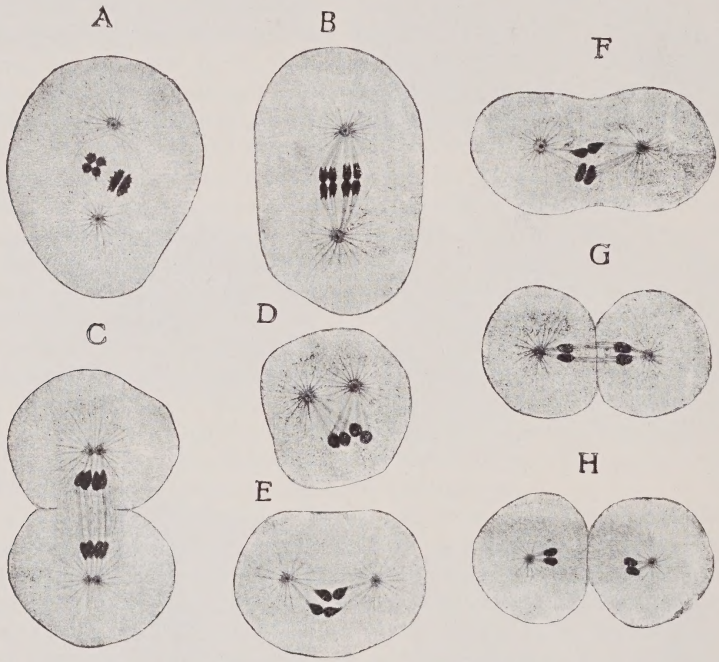


Abb 25. Die beiden Reifungsteilungen der beiden Samenzellen von *Ascaris megalocephala bivalens* (Nematode).
A—C Spermatocyten I. Ordnung. *D—F* je eine der Tochterzellen (Spermatocyte II. Ordnung). *G* und *H* deren Teilung (zweite Reifungsteilung) zu Spermatiden (jungen Spermien). Nach Brauer 1892 aus Korschelt und Heider 1903.

Viel unwesentlicher, wenn auch für die Eireifung besonders charakteristisch, ist der Umstand, daß durch die beiden Teilungen nicht vier gleichwertige Zellen entstehen, sondern nur ein einziges funktionsfähiges Ei und zwei oder drei kleine abortive Zellen, die sog. Richtungskörperchen oder Polzellen. Die im Ei verbleibenden Chromosomen, die nun in haploider Zahl vorhanden sind, rekonstruieren einen kleinen Vorkern, der wieder etwas mehr in die Eimitte rückt, während das Eicentrosom nach der zweiten Teilung allmählich verschwindet.

In prinzipiell derselben Weise vollziehen sich die Reife- und Reduktionsteilungen bei der Bildung der männlichen Geschlechtszellen, der Samenzellen oder Spermien. Nach einer Vermehrungsperiode der männlichen Urgeschlechtszelle im Hoden, den sog. Spermatogonienteilungen, spielen sich in den nun

Spermatocyten erster Ordnung genannten Zellen am Kern die vorbereitenden Stadien der Reduktion ab, und es tritt in den Prophasen nur die Hälfte der Normalzahl der Chromosomen in Form von Tetraden auf. Durch zwei rasch aufeinanderfolgende Kern- und Zellteilungen werden dann die Spermatocyten erster Ordnung in je zwei Spermatocyten zweiter Ordnung und schließlich in vier Spermatiden aufgeteilt unter gleichzeitiger Reduktion der Chromosomenzahl auf die Hälfte (Abb. 25). Jede der vier Spermatiden wandelt sich dann in ein Spermatozoon um. (Näheres bei Bělař Bd. I B.)

Zwischen der Ei- und Samenreifung findet sich nur ein Unterschied, nämlich der, daß bei der letzten alle vier bei der Reduktion gebildeten Zellen zu funktions-

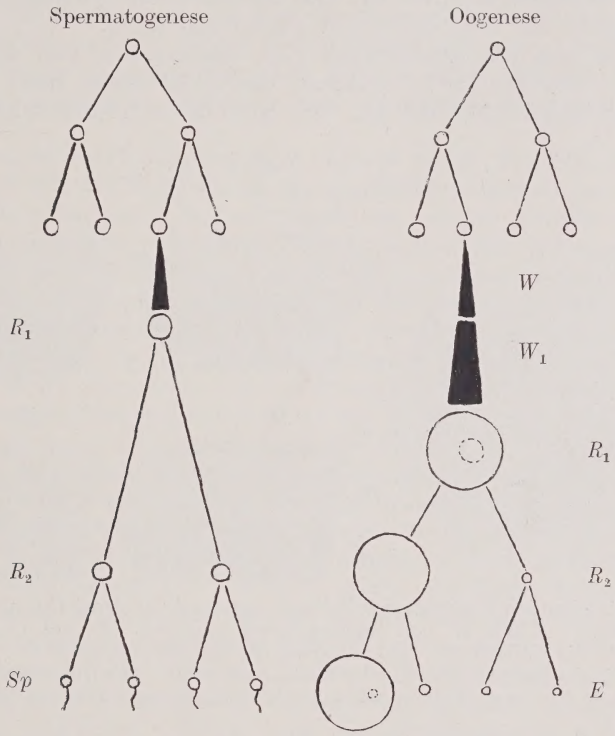


Abb. 26. Schema der Spermato- und Oogenese der Metazoen. W, W_1 erste und zweite Wachstumsphase. Die zwei obersten Horizontalreihen: Spermato- und Oogonien. Dritte Reihe: Junge Spermato- und Oocyten. Vierte und fünfte Reihe: Reifungsteilungen (R_1 = erste, R_2 = zweite). Sp = fertige Spermien. E = reifes Ei und die drei Richtungskörper. Nach Buchner 1915.

fähigen Spermien werden, während im ersten Falle nur ein einziges funktionsfähiges Ei aus den zwei Teilungsschritten hervorgeht, die drei resp. zwei übrigen Zellen dagegen abortiv werden. Bei der Eibildung liegt also eine teilweise Rückbildung der Gameten vor, wodurch erreicht wird, daß das in der Einzahl gebildete Ei mit einem großen Protoplasmakörper und reichem Dottermaterial ausgestattet wird. (S. die beiden Schemata Abb. 26.)

Setzt man dem reifen Seestern- und Seeigelei Samenzellen hinzu, dann sammeln sich dieselben um die Gallerthülle an, doch dringt in der Regel nur ein einziges Spermatozoen in das Ei ein und zwar dasjenige, das sich zuerst der Eioberfläche genähert hat. Sowie der Spermienkopf an das Ei anstößt, erhebt

sich das Eiprotoplasma zu einem kleinen Höcker, dem Empfängnishügel, durch den das Spermium mittels Bewegungen seines Schwanzes eintritt. Eine in diesem Moment an der Oberfläche zur Ausscheidung gelangende feine Haut, die Dotterhaut, verhindert das Eindringen weiterer Spermien (Abb. 27).

Der eingedrungene Spermakopf schwillt durch Aufnahme von Flüssigkeit allmählich an und bildet sich zu einem kleinen Kern, dem Spermakern um. Gleichzeitig wird hinter dem Kern das Centrosom des Spermiums im Eiplasma als kleines Körperchen sichtbar. Kern und Centrosom wandern nun unter allmählicher Ausbildung einer Strahlung um das Centrosom gegen die Eimitte auf den Eikern zu, wo Ei- und Samenkern zu einem einheitlichen Kern dem Syncaryon verschmelzen (Abb. 28). Das Spermiencentrosom hat sich inzwischen geteilt und bildet die Pole der ersten Furchungsteilung.

Das Centrosom des befruchteten Eies stammt also von dem Spermiencentrosom ab (Boveri 1887), während das Eicentrosom nach der Eireifung wahrscheinlich inaktiv geworden ist. Der Kern des sich furchenden Eies besteht

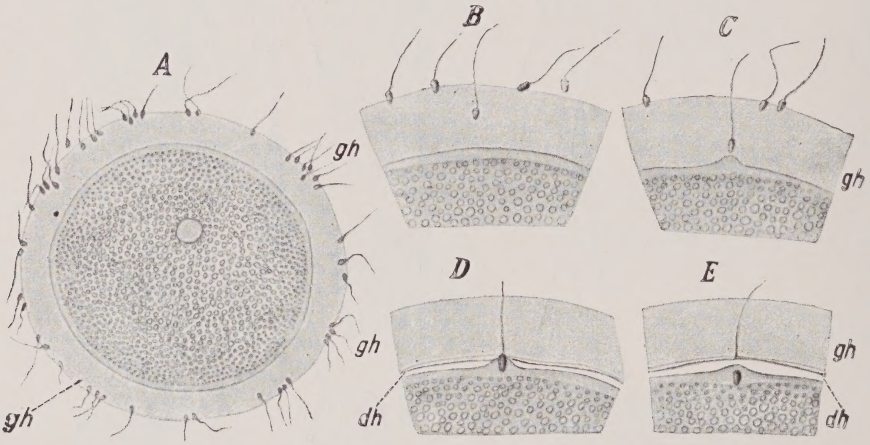


Abb. 27. Die einleitenden Vorgänge der Befruchtung am Asteridenei (Seestern), Eindringen des Spermatozons. *A* Das Ei von Spermatozoen umgeben. *B* und *C* Vordringen der Spermatozoen in die Gallerthülle *(gh)*. Bildung des Empfängnishügels *(C)*. *D* und *E* Eindringen in die Eioberfläche. Bildung der Dotterhaut *(dh)*. Abwerfen des Schwanzes *(E)*. Nach Fol und Wilson 1895 aus Korschelt und Heider 1903.

jedoch nur zur Hälfte aus dem Eikern, zur anderen Hälfte aus dem Samenkern. Da jeder von diesen beiden durch die Reduktionsteilung haploid geworden war, nur eine Chromosomengarnitur enthält, so entsteht durch ihre Verschmelzung wieder ein diploider Kern mit zwei Chromosomengarnituren, von denen die eine vom Vater, die andere von der Mutter stammt. Das befruchtete Ei, das ganz allgemein Zygote genannt wird, besitzt, wie alle sich aus ihm entwickelnden Zellen des Tieres, zwei Chromosomengarnituren, die reifen Geschlechtszellen oder Gameten nur eine.

Die hier gegebene Schilderung der Befruchtung des Echinodermeneies kann als Prototyp der Befruchtungsvorgänge sämtlicher Metazoen dienen[1]). Wenn wir die Gesamtheit der sich dabei abspielenden Vorgänge überblicken, so können wir, abgesehen von der typischen Verschiedenheit von Ei und Spermatozoen, auf die in diesem Zusammenhang nicht näher eingegangen zu werden braucht, drei

1) Wegen weiterer cytologischer Details der Metazoenbefruchtung siehe bei Bělař (Bd. I, B).

Einzelvorgänge herauslösen, die das Gesamtbild beherrschen: 1. Reduktionsteilung, 2. Kernverschmelzung und 3. Furchungsbeginn (Entwicklungserregung).

Der erste, die Reduktion der Geschlechtszellen, setzt die Zahl der Chromosomen in den reifen Geschlechtszellen auf die Hälfte der Normalzahl herab, reduziert sie. Die diploiden Zellen des Organismus werden zu haploiden Zellen. Man kann mit Lotsy und Renner 1916 ganz allgemein die diploide Zelle, an der der Vorgang der Reduktionsteilung sich abspielt, „Gonotokont", die daraus hervorgehenden haploiden „Gonen" nennen, auch wenn der Vorgang nicht an eine Ei- und Samenbildung, sondern an eine agame Fortpflanzung (Gonosporen s. später S. 53) geknüpft ist. Für die Metazoenbefruchtung ist der Umstand charakteristisch, daß hier die Reduktion direkt der Befruchtung vorausgeht und daß nur eine einzige Zellgeneration, die reifen Geschlechtszellen, haploid ist (gametische Reduktion nach Wilson 1925), während alle übrigen Zellen des Organismus die diploide Chromosomenzahl aufweisen (vgl. hierzu S. 81).

Aus erbtheoretischen Überlegungen heraus hatte Weismann schon sehr frühzeitig, noch vor der Entdeckung der eigentlichen Reduktionsvorgänge gefordert, daß zwischen zwei Befruchtungen ein solcher Prozeß eingeschaltet sein müßte, da es sonst bei jeder neuen Befruchtung zu einer weiteren Summation der Erbanlagen, deren Lokalisation in den Chromosomen angenommen wird, kommen müßte. Als man in den Reifeerscheinungen der tierischen Eier- und Samenzellen diesen theoretisch geforderten Prozeß dann aufgefunden hatte, hat man ihn zunächst lange Zeit nur teleologisch beurteilen können als eine Vorbereitung, da die Reduktion bei den Metazoen direkt der Befruchtung vorausgeht. Die richtige Deutung hat sich erst viel später aus dem Vergleich mit den Reduktionsvorgängen der Protisten, Algen und Pilze ergeben, auf die wir noch zu sprechen kommen werden. Die Reduktionsteilungen gehören aber, das sei schon hier mit allem Nachdruck betont, unbedingt zu einer Befruchtung.

Der zweite Einzelvorgang ist die Verschmelzung zweier haploider Zellen und ihrer Kerne (der Gametenzellen und -kerne) zu einer neuen einheitlichen, nun wieder diploiden Zelle (O. Hertwig 1876). Bei dieser Zellverschmelzung stammt das ganze Protoplasma vom Ei, und die Samenzelle steuert meist nur Kern und Centrosom zur neuen Zelle bei. Bei vielen Formen wird auch zwar Samenprotoplasma mit Mitochondrien, sei es in Form des Schwanzfadens (s. o.) oder eines kleinen Plasmakörpers, wie bei den atypisch gebauten *Ascaris*-Spermien, mit eingeführt. Wenn auch eine Beteiligung von Mitochondrien des Spermatozoons an der Entwicklung des befruchteten Eies in manchen Fällen nicht in Abrede gestellt werden kann, so sind es doch allein die Kerne, die sich gleichmäßig dabei beteiligen. (Näheres über diese Frage siehe bei Bělař Bd. I B.) Aus dieser Gleichheit des Anteils der Eier und Spermien an der Bildung der Zygote hat man schon sehr bald nach Entdeckung der genaueren cytologischen Vorgänge die Auffassung vertreten (Weismann, O. Hertwig, Strasburger), daß die Kerne die Erbsubstanz (Keimplasma) enthalten und daher hat man auch in der Verschmelzung zweier Kerne (die durch ihre Chromosomengarnituren zwei Individuen vertreten) zu einem neuen Kern mit doppelter Chromosomengarnitur, einer väterlichen und einer mütterlichen, das Wesen der Befruchtung erblickt. Weismann hat daher die Befruchtung als Amphimixis, als Keimplasmamischung bezeichnet.

Wenn auch die Auffassung, daß die Verschmelzung zweier haploider Kerne zu einem diploiden einen der Wesenszüge der Befruchtung ausmacht, richtig ist, und daraus die große Bedeutung der Befruchtungsvorgänge für die Vererbung resultiert, so sind gewisse theoretische Vorstellungen, die man zugleich

mit der Amphimixislehre verknüpfte, nicht allgemein gültig, denn es hat sich später herausgestellt, daß es bei niederen Organismen in weiter Verbreitung

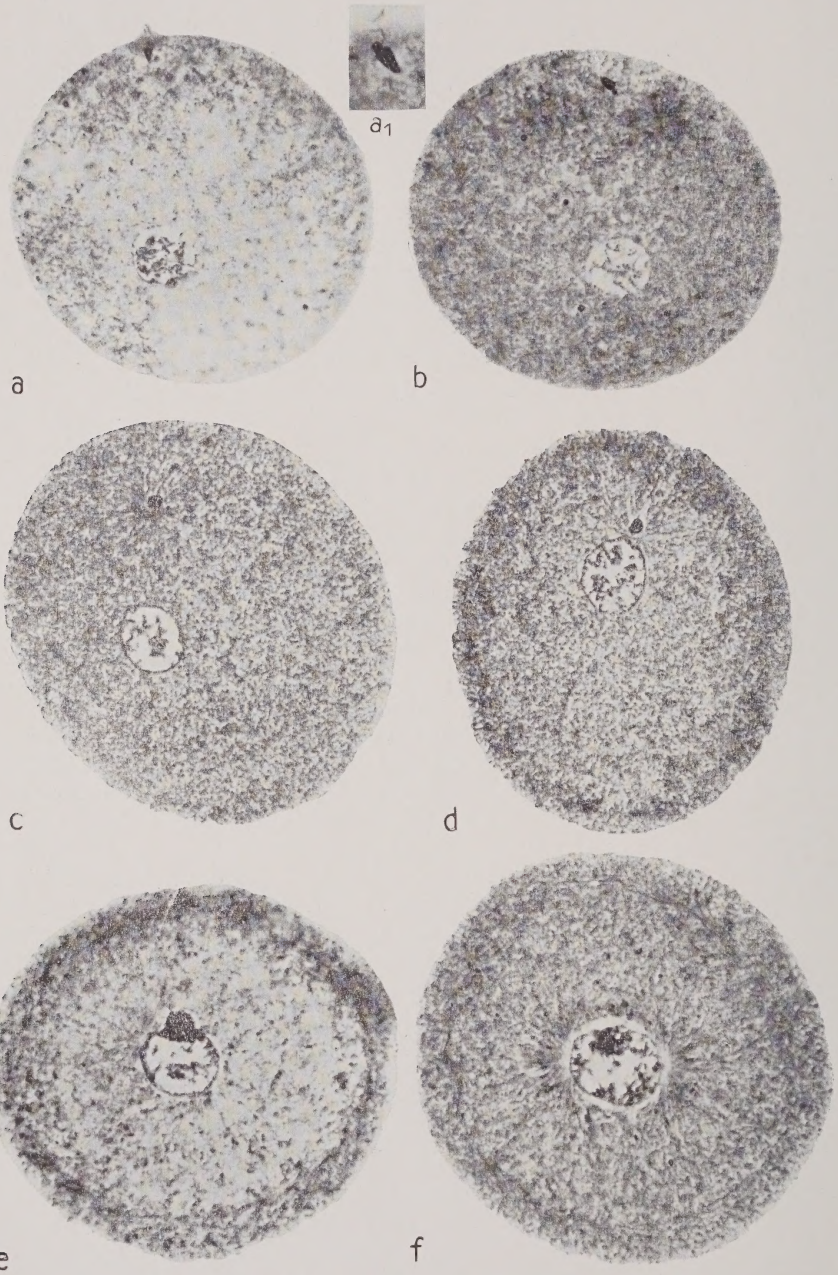
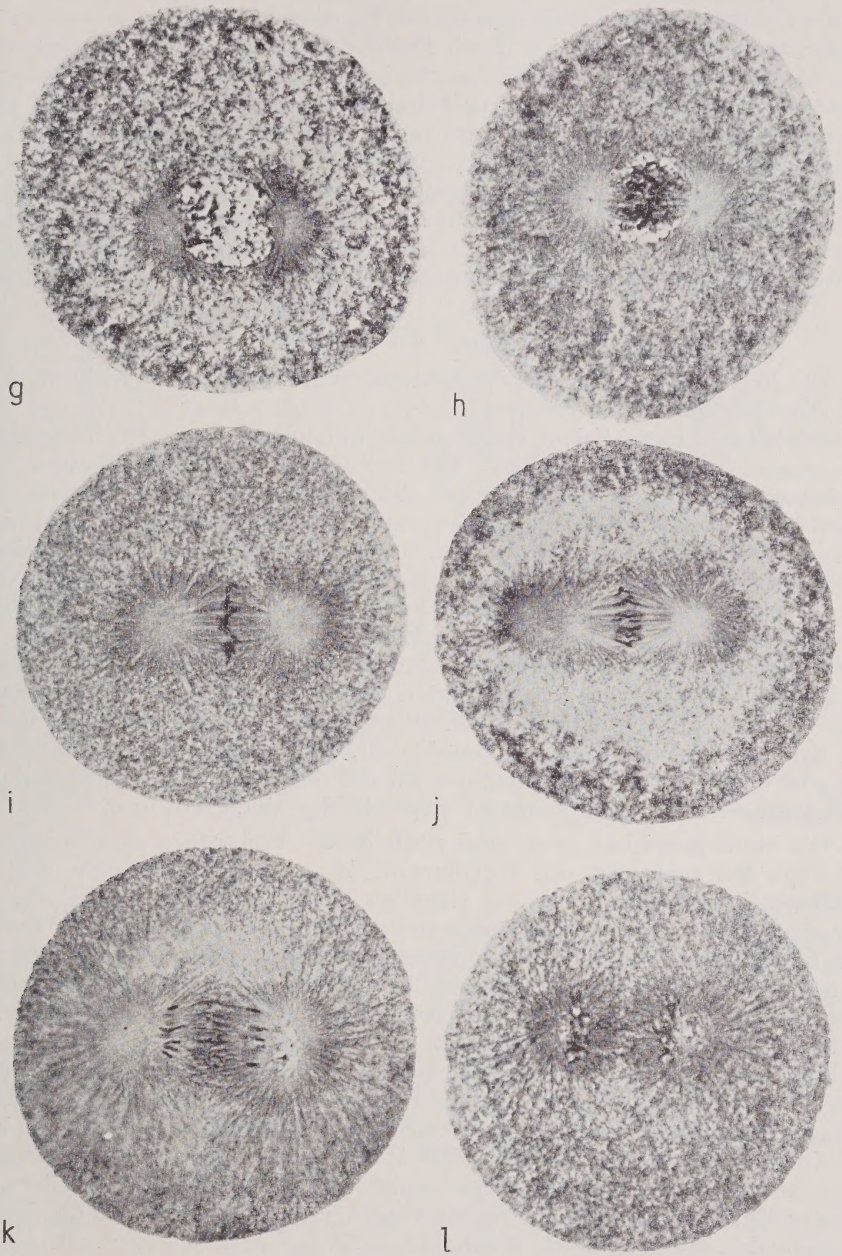


Abb. 28a—l. *Sphaerechinus granularis* (Seeigel). Befruchtung und erste Furchungsteilung. *a* Befruchtetes Ei kurz nach dem Eindringen des Spermiums; in dem Empfängnishügel (oben) ist noch der Schwanzfaden des Spermiums sichtbar. a_1 Soeben eingedrungenes Spermium stärker vergrößert: man kann den kegelförmigen Kopf, das kugelförmige Mittelstück (Mitochondrienaggregat) und den Schwanzfaden unterscheiden. *b* Drehung des Spermiums.

Befruchtungsvorgänge gibt, bei denen keine Amphimixis, keine Vereinigung der Erbmassen zweier vorher getrennter Individuen zustande kommt, und die



c Der Kopf des Spermiums (mit ausgebildeter Strahlung) wandert auf den Eikern zu. *d* Stadium kurz vor der Kernverschmelzung *e* Kernverschmelzung; Spermakern oben. *f* Auftreten des Amphiasters, Spermachromatin oben. *g* Frühe, *h* späte Prophase der ersten Furchungsteilung. *i* Metaphase. *j* Frühe, *k* späte Anaphase. *l* Telophase (Karyomeritenbildung!) der ersten Furchungsteilung. Vergr. ca. 800fach (nur a_1 ist 1600fach vergrößert). Nach Bělař 1928.

doch typische Befruchtungsvorgänge sind, die sog. automiktischen Befruchtungen.

Das dritte hervorstechende Moment der Metazoenbefruchtung ist schließlich der Umstand, daß das teilungsunfähige Ei, dessen Centrosom entweder völlig verschwunden oder inaktiv ist, durch Einführung des aktiven Spermiencentrosoms wieder teilungs- und entwicklungsfähig wird (Boveri 1888). Die entwicklungserregende Wirkung der Befruchtung hatte man zunächst als das allein wesentliche betrachtet. Ihr verdankt ja auch der Begriff „Befruchtung" seine Entstehung, wenn auch seine Bedeutung eine ganz andere geworden ist. Der Vergleich mit den Befruchtungsvorgängen niederer Organismen, sowie die Erscheinungen der natürlichen und künstlichen Parthenogenese (s. oben S. 22) zeigen deutlich, daß die Entwicklungserregung nur eine Begleiterscheinung mancher Befruchtungsvorgänge darstellt, aber nicht zu ihrem Wesen gehört.

b) Befruchtungsvorgänge der Protisten und Pflanzen

Die Befruchtungsvorgänge der niederen Organismen, der Protisten, Algen und Pilze vollziehen sich meistens insofern in gleicher Weise wie die der Tiere, als auch bei ihnen zwei Zellen, die Gameten, miteinander unter Kernvereinigung verschmelzen. Dieser Modus findet sich auch bei allen höheren Pflanzen. Man bezeichnet im allgemeinen diese Art der Befruchtung als Kopulation oder besser mit Kniep (1928) als Gametogamie. Im einzelnen ist das Bild, unter dem sich der Vorgang abspielt, bei den verschiedenen Formen sehr verschieden. Neben echter Eibefruchtung oder Oogamie, die der der höheren Tiere völlig gleicht, gibt es Kopulation von meist kleineren, mehr oder minder gleichartigen Geschlechtzellen (Isogameten), die oft mit Geißeln ausgestattet sind. Von hier finden sich alle Übergänge von scheinbarer Gleichheit der kopulierenden Gameten bis zu der scharf ausgeprägten Differenzierung in Eier und Samenzellen, die hier meist als Makro- und Mikrogameten, besser jedoch als Gyno- und Androgameten bezeichnet werden (M. Hartmann 1917). Und schließlich gibt es eine Art der Kopulation, bei der die Gameten von gewöhnlichen Zellindividuen nicht oder kaum zu unterscheiden sind (Hologamie).

Die Mannigfaltigkeit aber wird noch größer und zunächst verwirrender, weil auch Befruchtungstypen vorkommen, die von dem gewohnten Bild der Verschmelzung zweier einkerniger Gameten völlig abzuweichen scheinen. So gelangen bei der sog. Gametangienkopulation (M. Hartmann 1909) oder Gametangiogamie (Kniep 1928) nicht einwertige, einkernige Gameten, sondern vielkernige, ungeteilte Elternzellen (Gamonten oder Gametangien) zur Verschmelzung. Bei der Konjugation der Infusorien verschmelzen überhaupt keine Zellen, sondern es werden nur paarweise Kerne (evtl. mit etwas Plasma) ausgetauscht, die kopulieren, und schließlich gibt es Fälle, bei denen vegetative Zellen eines vielzelligen Organismus kopulieren. Diese letzte, früher von Winkler und Hartmann als Pseudogamie bezeichnete Befruchtungsart wird besser mit Renner (1916) und Kniep (1928) Somatogamie genannt. Damit ist aber die Mannigfaltigkeit immer noch nicht erschöpft, und man kommt schließlich mit dem einen hier angewandten Einteilungsprinzip der Befruchtungsvorgänge, das sich auf die Art der kopulierenden Zellen gründet, überhaupt nicht aus und muß noch ein anderes benutzen, um die ganze Mannigfaltigkeit der Erscheinungen geordnet zur Darstellung bringen zu können. Während nämlich bei den bisher genannten Typen sowohl Fremd- wie Selbstbefruchtungen vorkommen können, gibt es Formen automiktischer Selbstbefruchtungen, bei denen nur Kerne innerhalb ungeteilter Zellen miteinander verschmelzen. Nach all dem, was sich gleichzeitig abspielt,

müssen wir auch diese Vorgänge unbedingt als Befruchtung ansprechen und eine besondere Gruppe autogamer Befruchtungsvorgänge unterscheiden (M. Hartmann 1909).

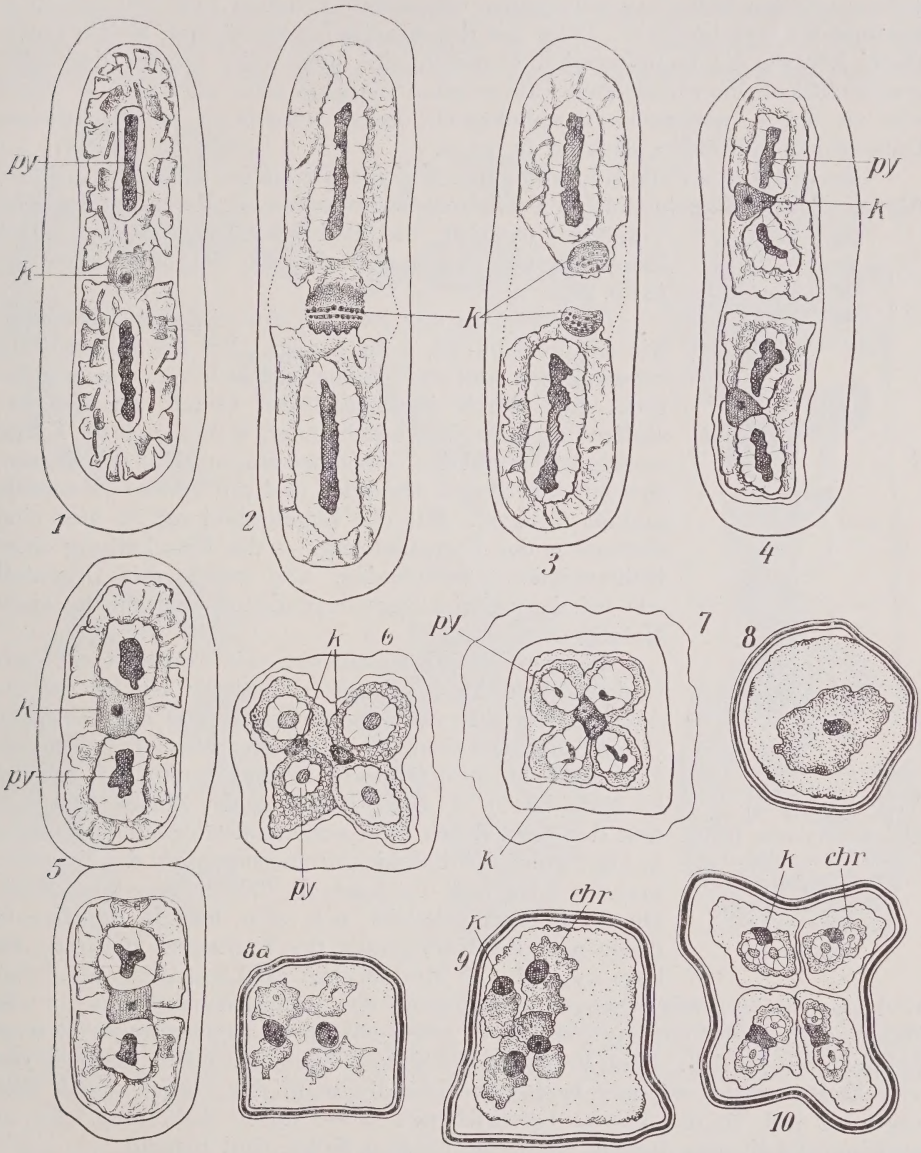


Abb. 29. *Cylindrocystis Brébissonii* (Mesotaeniacee [Konjugate Alge]).
1—4 Die Zelle und deren Teilungen. 6—8 Bildung der Zygote. 8a—10 Keimung. *k* Kern. *py* Pyrenoid. *chr* Chromatophor. Nach Kauffmann 1914 aus Oltmanns 1922.

1. Gametogamie

α) Hologamie

Bei vielen Protisten (manche Rhizopoden und Flagellaten, konjugate Algen) finden sich Befruchtungsvorgänge, die mit keiner Fortpflanzung verbunden

sind, und bei denen die kopulierenden Gameten sich auch in keiner Weise von den vegetativen Individuen unterscheiden. Zwischen einer größeren oder geringeren Anzahl von Fortpflanzungsprozessen, einfachen Zellteilungen, finden sich zu gewissen Zeiten Befruchtungsvorgänge eingeschaltet, indem zwei Zellindividuen miteinander verschmelzen. Diese Art der Kopulation nennt man Hologamie. Dabei können die kopulierenden Gameten eine mehr oder minder deutliche, geschlechtliche Verschiedenheit aufweisen, anisogam sein, oder aber es lassen sich an ihnen, wenigstens morphologisch, keine besonderen geschlechtlichen Unterschiede auffinden, sie sind isogam.

Die einfachsten Fälle von isogamer Hologamie finden wir bei konjugaten Algen. Bei der Mesotaeniaceae *Cylindrocytis Brébonissonii*, deren cytologische Vorgänge (speziell die Reduktion) KAUFMANN (1914) klargelegt hat, spielt sich dieselbe folgendermaßen ab (Abb. 29).

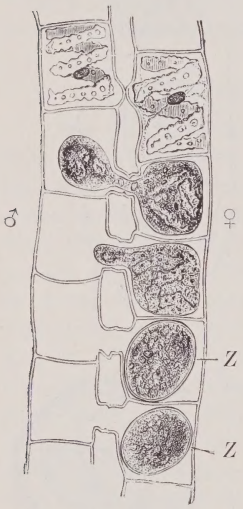


Abb. 30. Kopulation von *Spirogyra quinina* (Konjugate Alge). Links männlicher Faden (♂), rechts weiblicher (♀). Z Zygoten. Vergr. 240fach. Aus STRASBURGER, Lehrbuch.

Die Fortpflanzung ist hier eine einfache Zellteilung, wie sie die Abb. 29, 1 bis 4 zeigt. Bei der Befruchtung verschmelzen nun zwei Zellen, die sich von den vegetativen nur durch ihren größeren Gehalt an Reservestoffen unterscheiden, miteinander, wobei auch die Kerne verschmelzen und das Verschmelzungsprodukt, die Zygote, sich zu einer Kugel abrundet und mit einer Cystenhülle umgibt (5 bis 8). Mit der Zygotenbildung ist hier eine Sistierung der Fortpflanzung — die Einschaltung einer Ruheperiode — verbunden, also gerade das Gegenteil wie bei der entwicklungserregenden Eibefruchtung eines Metazoons.

Die kopulierenden Gameten, wie sämtliche sich teilenden Zellen der Konjugaten, besitzen bereits die reduzierte haploide Chromosomenzahl, nur eine einfache Chromosomengarnitur (bei *Cylindrocystis* 20). Nur die Zygote weist zwei Chromosomengarnituren auf, nur sie ist diploid (40). Bei der Keimung der Zygote teilt sich nun der Kern durch zwei aufeinanderfolgende Teilungen in vier, wobei die diploide Chromosomenzahl des Zygotenkerns wieder auf die haploide (20) herabgesetzt wird. Die Reduktion vollzieht sich also hier in der Zygote direkt nach der Karyogamie, der Kernverschmelzung. Es liegt zygotische Reduktion (WILSON 1925) vor. Der Reduktionsteilung folgt dann eine Zerlegung des Protoplasmainhaltes in vier Zellen, deren jeder ein haploider Kern sowie ein Chromatophor zugeteilt wird (Abb. 29, 8a bis 10). Nach Verlassen der Zygotenhülle entwickelt sich jede der vier Zellen wieder zu dem typischen Zellindividuum der *Cylindrocystis* und vermehrt sich in der bereits beschriebenen Weise durch Zellteilung. Es ist also nur die Zygote diploid, sämtliche übrigen Zellen sind haploid.

Die verwandten *Spirogyra*-Arten zeigen prinzipiell denselben Befruchtungsvorgang, der aber einige interessante Abweichungen aufweist. Die Zellen der Spirogyren leben nicht einzeln, sondern bleiben in langen Zellfäden vereinigt. Die Zellvermehrung vollzieht sich aber auch nur durch einfache Zellteilung. Ein Teil der Arten dieser Gattung ist nun deutlich getrennt-geschlechtlich, und bei der Befruchtung erweisen sich die Zellen des einen Fadens als weibliche, die eines anderen als männliche Gameten. Die letzten sind meist (aber nicht immer) etwas kleiner als die ersten und wandern bei der Befruchtung aktiv in

die Zellen des weiblichen Fadens hinüber (Abb. 30). Die Karyogamie und die Reduktionsteilung spielen sich in derselben Art und Weise ab, wie wir es oben bei *Cylindrocystis* kennen gelernt haben (Tröndle 1911). Zum Unterschiede von den Mesotaeniaceen gehen hier jedoch (wie bei den Reduktionsteilungen der tierischen Eier) drei von den vier gebildeten haploiden Kernen zugrunde, indem sie allmählich in dem Protoplasma der Zygote zusammenschrumpfen und aufgelöst werden, und aus der keimenden Zygote entwickelt sich nur eine ein-

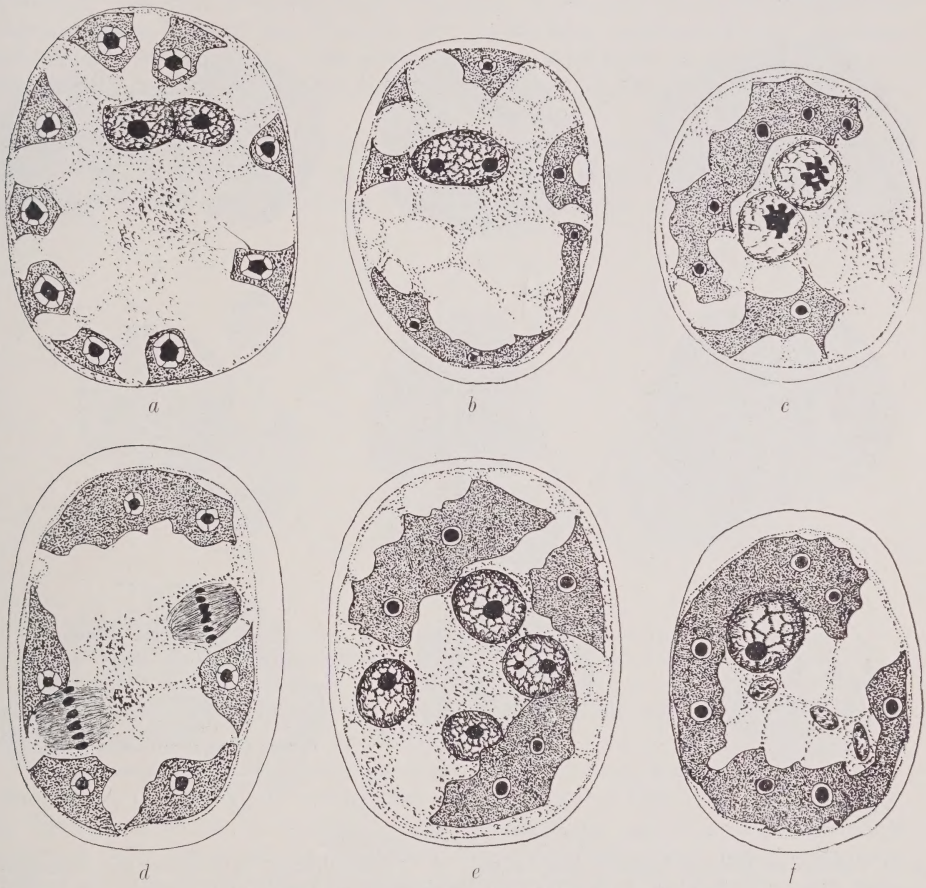


Abb. 31. *Spirogyra longata* (Konjugate Alge).
a und *b* Verschmelzung der Gametenkerne in der Zygote. *c* Interkinese nach der ersten Reduktionsteilung. *d* Zweite Reifeteilung (Metaphase). *e*, *f* Von den vier gebildeten Kernen gehen drei zugrunde, es bleibt nur einer erhalten. Die Chlorophyllbänder wandständig durchschnitten gezeichnet. Nach Tröndle 1911 aus Hartmann 1927.

zige, nun wieder haploide Zelle (Abb. 31). Die drei zugrunde gehenden Kerne (Reduktionskerne) entsprechen gewissermaßen den Polkörperchen der Eireifung der Tiere.

Die Reduktionsteilungen sind also bei den konjugaten Algen — und solche Fälle finden sich noch in weiter Verbreitung bei Protozoen, Algen und Pilzen — die unmittelbare Folge der Karyogamie bzw. des letzten Aktes derselben, der paarweisen Vereinigung der Chromosomen. Die Reduktion gehört demnach mit zum Wesen der Befruchtung und diese stellt sich uns dar als die Ver-

schmelzung zweier Zellen bzw. ihrer Kerne mit darauffolgender Reduktion. Die Kernverschmelzung kann hier als die Ursache der Reduktion angesprochen werden.

Bei den Tieren, auch den meisten Protozoen, geht nun die Reduktion „scheinbar" der Befruchtung voraus. Sie besitzt, wie man sich ausgedrückt hat, einen „prophetischen" Charakter, konnte früher nur teleologisch verstanden werden als Einrichtung, um die Summierung der Erbanlagen der Chromosomen zu verhüten.

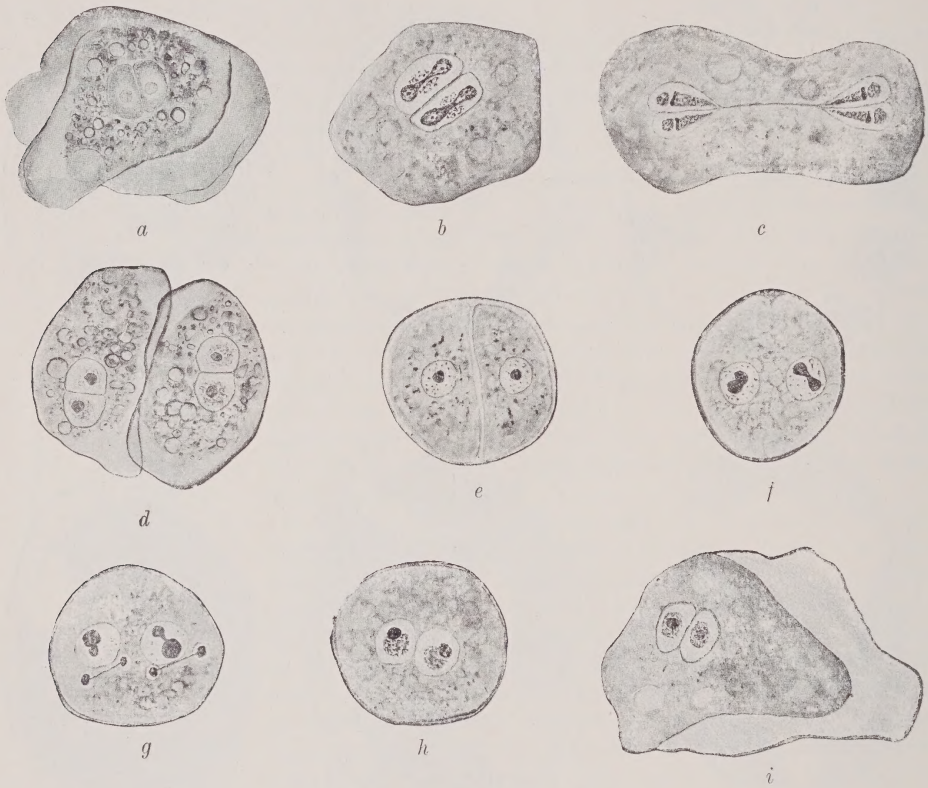


Abb. 32. *Amoeba diploidea.*
a—c Vegetative Teilung (*a* nach dem Leben). *d—h* Befruchtung. *d* Kopulation. *e* Karyogamie. *f* und *g* Reduktion, Auflösung der Scheidewand. *h* Reife Cyste (Zygote). *i* Soeben aus der Cyste geschlüpfte Amöbe. Sublimatalkohol, Eisenhämatoxylin.
Vergr. 1800fach. Nach HARTMANN und NÄGLER 1908 aus HARTMANN-SCHILLING 1917.

Ein weiteres Beispiel von Hologamie, das HARTMANN und NÄGLER (1908) bei der *Amoeba diploidea* beschrieben haben, zeigt uns, daß die Reduktion auch hier als Folge der Kernverschmelzung aufzufassen ist. Es findet bei der Gametenverschmelzung und der Entwicklung der Zygote noch keine Kernverschmelzung statt, sondern die Gametenkerne sowie ihre sämtlichen Abkömmlinge in den vegetativen Zellen teilen sich durch sog. konjugierte Kernteilungen (Abb. 32, a bis c). Alle vegetativen Individuen, die sich auch hier nur durch Zweiteilung vermehren, sind also im Gegensatz zum ersten Beispiel diploid, was durch die Zweizahl der Kerne auch morphologisch klar zutage tritt. Der letzte Akt der Befruchtung, die Karyogamie und die darauffolgende Reduktion, findet erst

bei Eintritt der neuen Befruchtung statt. Diese vollzieht sich in der Weise, daß sich je zwei diploide Amöben aneinanderlegen und sich gemeinsam encystieren (Befruchtungsepidemie) (Abb. 32 d, e). Jetzt verschmelzen die Abkömmlinge der Gametenkerne von der vorausgegangenen Befruchtung, und auf die Kernverschmelzung erfolgt in jedem Partner sofort wie im vorigen Beispiel eine zweimalige Kernteilung, eben die Reduktionsteilung (f, g). Drei von den reduzierten Kernen gehen zugrunde (entsprechend den Reduktionskernen von *Spirogyra* und den Polkörperchen tierischer Eier) und die beiden haploiden Gametenkerne rücken im Plasma der inzwischen verschmolzenen Gameten aufeinander zu und legen sich aneinander, ohne jedoch zu verschmelzen (h). Die endgültige Karyogamie und die Reduktion sind verschoben bis zu einer neuen Befruchtung.

Der Fall von *A. diploidea* ist nicht nur auf diese Amöbe beschränkt, sondern findet sich in weiter Verbreitung bei Pilzen. Hier ist fast allgemein die diploide Generation durch zwei getrennte Kerne ausgezeichnet, die Abkömmlinge der

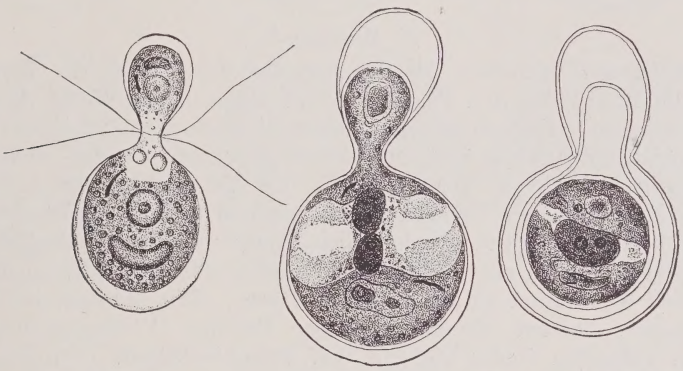


Abb. 33. *Chlamydomonas Braunii* (Volvocale). Anisogame Hologamie. Nach Goroschankin (1890) aus Oltmanns 1922.

unverschmolzenen Gametenkerne sind und sich durch sog. konjugierte Kernteilungen vermehren (s. Abb. 49 S. 53).

Im Prinzip gilt dies für alle Tiere, denn hier bleiben, auch wenn die Karyogamie sofort in der Zygote stattfindet, die generativen Teile der Gametenkerne, die Chromosomen, in Wirklichkeit auch innerhalb der gemeinsamen Kernhöhle gesondert, wie der doppelte (diploide) Chromosomenbestand lehrt. (Näheres darüber und die damit zusammenhängende Erscheinung der Gonomerie siehe in dem Beitrag von Bělař Bd. I. B.).

Zum Schluß sei noch als Beispiel einer auch morphologisch ausgesprochenen anisogamen Hologamie die Kopulation von *Chlamydomonas Braunii* nach Goroschankin (1890, 1891) angeführt. Die beigefügte Abbildung (Abb. 33) genügt ohne weiteres, um zu verstehen, worum es sich handelt. *Chlamydomomas* gehört, wie die meisten Algen zu den Formen mit zygotischer Reduktion.

Die eben geschilderten Fälle von Hologamie machen uns nicht nur den Zusammenhang von Befruchtung und Reduktion klar, sondern sie zeigen zugleich in schärfster Weise die Unabhängigkeit von Befruchtung und Entwicklungserregung bzw. Fortpflanzung. Die Befruchtung schließt bei allen diesen Formen mit einer Encystierung, mit einer Ruheperiode, dem Eintritt einer Teilungsunfähigkeit ab, bewirkt also gerade das Gegenteil, wie die Metazoenbefruchtung. Erst wenn die Cysten unter andere Bedingungen kommen, wozu

oft noch längeres Zeitintervall hinzukommen muß, setzt, ausgelöst durch die veränderten Außenbedingungen, die Entwicklung und Fortpflanzung wieder ein. Andererseits kann man durch fortgesetzte gleiche Kultur unter günstigen Bedingungen die Befruchtung und mit ihr die damit verbundene Entwicklungshemmung ausschalten. Aber selbst wenn die Encystierung, die Entwicklungshemmung, nicht mit der Befruchtung der *Amoeba diploidea* verbunden wäre, so lehrte dieses Beispiel doch die vollständige Unabhängigkeit von Befruchtung und Fortpflanzung oder Vermehrung. Die Zahl der Individuen von *A. diploidea* auf der Platte wird nämlich durch die Befruchtung nicht nur nicht vermehrt, sondern, da je zwei Tiere paarweise zu einem Individuum verschmelzen, vermindert, auf die Hälfte herabgesetzt. Dies gilt aber für alle Fälle von Hologamie.

Befruchtung und Fortpflanzung, Befruchtung und Entwicklungserregung sind demnach, wie die bei den Protisten weit verbreiteten Fälle von Hologamie unzweideutig lehren, vollkommen voneinander verschiedene Vorgänge, die nur bei den meisten Tieren und Pflanzen (allen höheren, aber auch bei vielen niederen) dauernd miteinander kombiniert sind.

β) Merogamie

Am häufigsten vollziehen sich die Kopulationen (sowie die Befruchtungsvorgänge überhaupt) bei den Protozoen und Algen in der Weise, daß nicht gewöhnliche vegetative Zellindividuen kopulieren, sondern kleinere, direkt aus einer Teilung, meist einer Vielfachteilung, hervorgegangene, wobei diese Vielfachteilung häufig in anderer Weise verläuft, als die gewöhnliche Art der Fortpflanzung. Nur in diesem Falle, den man als Merogamie (Lühe 1902, Hartmann 1909) bezeichnet, kann man bei Einzelligen von einer geschlechtlichen Fortpflanzung reden, einer Gametogonie. Die gametenbildenden Elternzellen nennt man vielfach Gamonten (M. Hartmann 1904). Die Merogamie, die Kopulation zwischen kleinen, direkt aus einer Teilung (Vielfachteilung) hervorgegangenen Gameten findet sich in den verschiedensten Gruppen der Protozoen wie der Algen und Pilze, und in den verschiedenen Gruppen finden sich allerhand Übergänge von morphologischer Isogamie bis zu ausgesprochener Oogamie, die der Eibefruchtung der höheren Tiere durchaus entspricht. Solche Reihen der sexuellen Ausbildung trifft man unter den Protozoen in der Klasse der Sporozoen (Gregarinen, Coccidien) und unter Grünalgen bei den Volvocales, Ulotrichales, Siphoneen, in gleicher Weise aber auch bei den Braunalgen. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die extreme Eibefruchtung sich in den verschiedenen systematischen Gruppen selbständig, parallel entwickelt hat, und es läßt sich auch vielfach zeigen, daß die Entwicklung in den verschiedensten Gruppen in verschiedener Weise erreicht worden ist, so bei Coccidien und höheren Volvocineen durch Unterdrückung der Kern- und Zellteilung in dem heranwachsenden Ei, also durch Ausfall der eigentlichen Fortpflanzung im weiblichen Geschlecht, bei *Vaucheria* dagegen durch nachträgliche Auswanderung der Kerne bis auf einen aus der Eianlage; ähnliche Verhältnisse in den verschiedensten Variationen treffen wir auch bei den Oomyceten unter den Pilzen. In allen diesen Gruppen ist zunächst die geschlechtliche Differenzierung der Gameten nur gering, und ihre Bildung vollzieht sich in beiden Geschlechtern übereinstimmend. Die meist etwas größeren, reservestoffreichen Gameten werden als weibliche betrachtet und Makrogameten oder besser Gynogameten genannt, die kleineren, vielfach stärker beweglichen, durch stärkere Ausbildung der lokomotorischen Elemente ausgezeichneten (meist sind sie mit Geißeln ausgestattet) als männliche Gameten oder Mikrogameten oder besser Androgameten. Die Ausdrücke Gynogamet für weiblich und Androgamet für männlich sind

deshalb vorzuziehen, weil nicht der Größenunterschied das wesentliche ist, sondern das Vorhandensein eines „geschlechtlichen" Unterschiedes, und da wir Formen kennen, bei denen die männlichen Gameten größer sind als die weiblichen.

Mit der typischen Merogamie und der allmählichen Ausbildung der Oogamie wollen wir uns an dem Beispiel Gregarinen-Coccidien und der Volvocales genauer bekannt machen.

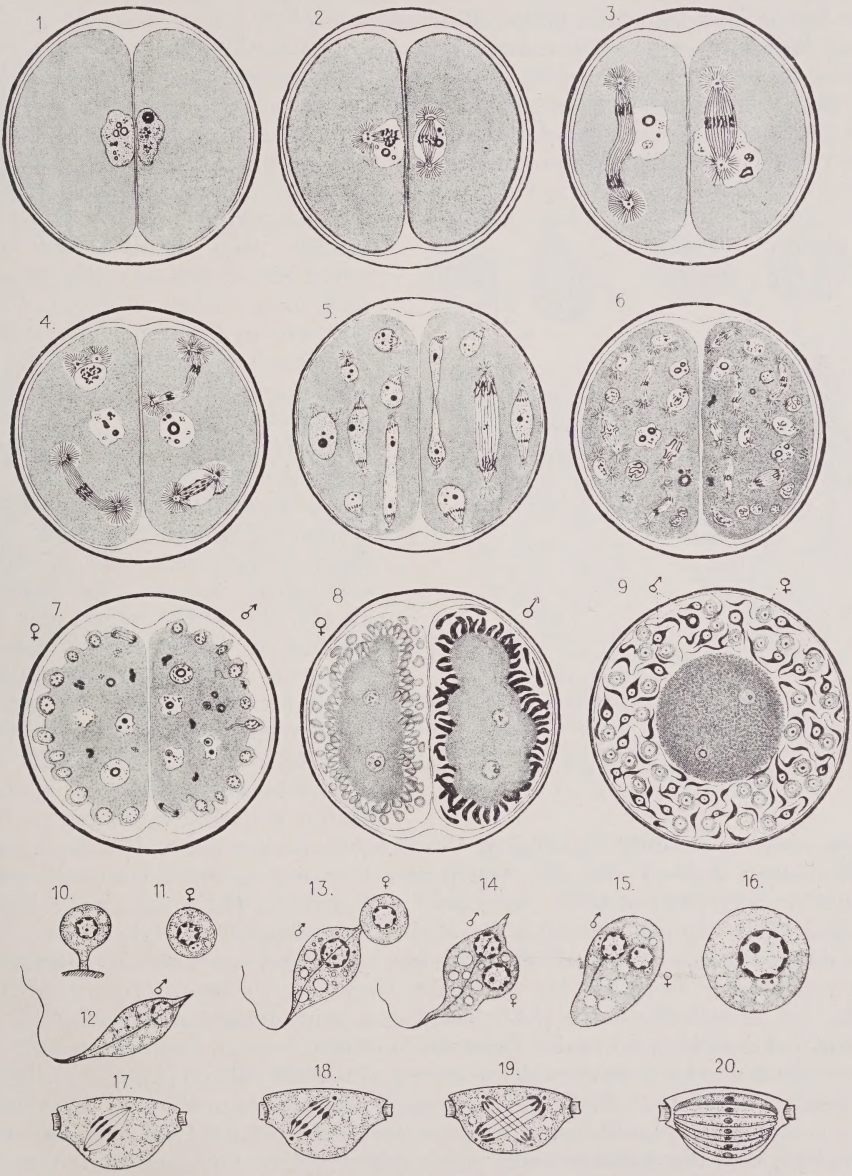


Abb. 34. Gametogonie (anisogame Merogamie) und Sporogonie von *Stylorrhynchus longicollis* (Gregarine). 1—8 Bildung der weiblichen (♀) und männlichen (♂) Gameten innerhalb der gemeinsamen Cyste. 9 Fertige Gameten, in der Mitte Restkörper mit vegetativen Kernen; 10—12 Gameten. 13—16 Deren Kopulation. 17—20 Sporogonie in der Zygote (Sporocyste). Nach Léger 1904, etwas schematisiert, aus Tönniges 1913.

Bei den Eugregarinen encystieren sich zwei stark herangewachsene Individuen gemeinsam, und aus dem stark hypertrophischen Kern, der ein ähnliches Aussehen bietet, wie das Keimbläschen der tierischen Eier, entsteht, wie dort, eine kleine Spindel, während der Rest resorbiert wird (Abb. 34, 1 bis 3). Diese Übereinstimmung darf jedoch nicht dazu verleiten, die ersten Kernteilungen mit den Reifeteilungen des tierischen Eies in Parallele zu setzen. Die Reduktion findet nämlich an ganz anderer Stelle statt. Die Übereinstimmung bezieht sich nur darauf, daß in beiden Fällen nach einem starken Zell- und Kernwachstum Kernteilungen rasch aufeinander folgen, wobei die Chromosomen der ersten Mitose (bei tierischen Eiern ist es die erste Reifeteilung, hier die erste Teilung der Gametenbildung) nur aus einem kleinen Teil des großen Kernes hervorgehen, der Rest aber nicht an ihrem Aufbau sowie dem des Teilungsapparates teilnimmt. Die Tatsache, daß die gleiche Erscheinung auch bei agamen multiplen Teilungsvorgängen, wie z. B. der Schizogonie von *Aggregata* (s. Abb. 6 S. 7) vorkommt, zeigt deutlich, daß diese selbst mit dem starken Kernwachstum, nicht aber mit den Reifeteilungen in Zusammenhang steht[1]).

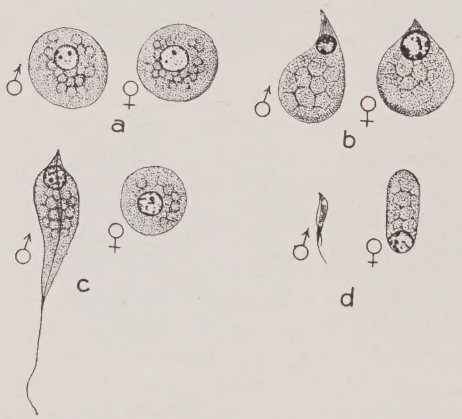


Abb. 35. Gameten verschiedener Gregarinen, die allmähliche Ausbildung der sexuellen Verschiedenheit zeigend.
a Monocystis sp. *b Urospora lagidis. c Stylorrhynchus longicollis. d Echinoderma hispida.* *a* und *b* nach Brasil 1904, *c* nach Léger 1904, *d* nach Schellack 1907 aus Hartmann-Schilling 1917.

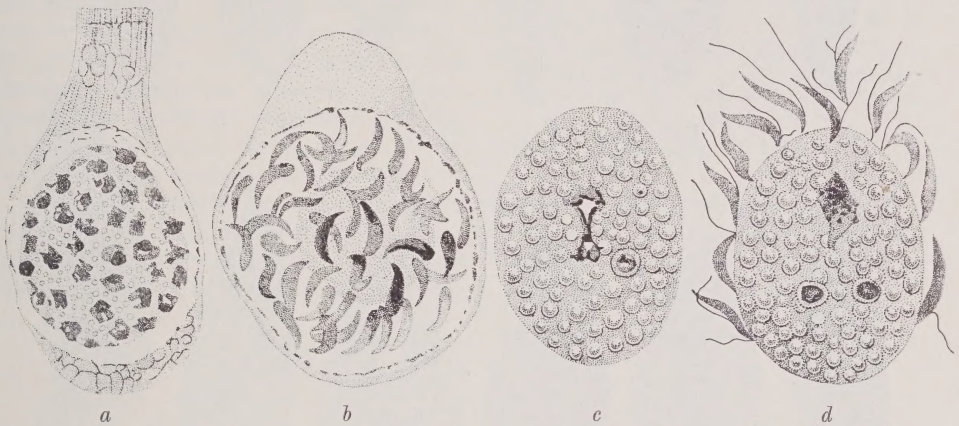
Durch fortgesetzte Teilung des kleinen vegetativen Kernes entsteht eine große Zahl von Tochterkernen (Abb. 34, 4 bis 7). Nach Beendigung der Kernteilung rücken die Kerne an die Oberfläche des Protoplasmas (7), und es schnürt sich dann entsprechend der Kernzahl eine große Anzahl von Gameten ab (8); die Abkömmlinge der verschiedenen Elterzellen kopulieren paarweise und bilden Zygoten (Abb. 34, 9 bis 16). Auch bei scheinbarer morphologischer Isogamie verschmelzen nur Gameten, die von den beiden verschiedenen Gamonten abstammen. Innerhalb der aus dem Verschmelzungsprodukt gebildeten Cystozygote finden dann drei Kern- und Zellteilungen statt (17 bis 20), von denen nach den neueren Untersuchungen (Dobell und Jameson 1915, siehe auch Reichenow 1921) mit großer Wahrscheinlichkeit die beiden ersten die Reduktionsteilungen darstellen.

Es finden sich nun in dieser Ordnung, wie schon erwähnt, alle Übergänge von scheinbarer Isogamie bis zu ausgesprochener Oogamie. Im einfachsten Falle, bei *Monocystis*-Arten (Abb. 35a), sind beide Gameten gleich groß, nur scheint bei der einen Sorte der Kern etwas größer zu sein. Deutlicher tritt der Unterschied der Gameten bei der Gattung *Urospora* zutage (Abb. 35b), indem bei annähernd gleicher Größe die Androgamete durch eine stärkere Ausbildung eines längeren achromatischen Fortsatzes ausgezeichnet ist. Bei *Stylorrhynchus* (Abb. 35c) sind die Androgameten sogar größer als die Gynogameten, aber wie ein tierisches Spermium mit einem geißelartigen Schwanz ausgestattet. Mit auffallendem Größenunterschied verbunden tritt uns die spermienartige Ausbildung der männlichen Gameten bei *Echinomera hispida* entgegen (Abb. 35d).

1) Näheres darüber s. bei Bělař Bd. I B.

Die Androgamete besteht wie beim tierischen Spermium fast nur aus kompaktem Kern, Centrosom und Geißel und dringt durch eine vorgebildete Stelle, die Mikropyle, in die Gynogamete, das Ei, ein. Hier kann man schon direkt von einer Eibefruchtung sprechen.

Während aber bei den oogamen Gregarinen auch die Bildung der weiblichen Gameten mit einer, wenn auch im Gegensatz zum männlichen Geschlecht herabgesetzten Vermehrung verbunden ist, ist bei den verwandten Coccidien, die eine ähnliche Oogamie aufweisen, offenbar in der weiblichen Generation die Kern- und Zellteilung unterblieben, und das gesamte Plasma- und Kernmaterial findet nur für eine einzige Gamete Verwendung, während im männlichen Geschlecht die Fortpflanzung beibehalten wird. Nur gelegentlich findet man hier noch eine Andeutung an eine frühere Fortpflanzung bei der Eibildung. So teilt sich z. B. der Kern der Makrogametocyten von *Cyclospora caryolytica* zweimal und liefert neben dem Makrogameten- oder Eikern zwei zusammenschrumpfende, allmählich im Plasma der Resorption anheimfallende Kerne (Abb. 36c, d). Die Übereinstimmung



a *b* *c* *d*

Abb. 36. Oogame Befruchtung von *Cyclospora caryolytica* (Coccid).
a Erwachsener Mikrogametocyt. *b* Bildung der Mikrogameten. *c* Abortive Kernteilungen im Makrogameten. *d* Befruchtung und Karyogamie. Eindringen mehrerer Mikrogameten (Polyspermie), von denen jedoch nur einer zur Befruchtung gelangt.
Vergr. ca. 2000fach. Nach F. Schaudinn 1902 aus Hartmann-Schilling 1917.

dieser beiden Kernteilungen mit der Reifeteilung tierischer Eier bei der gametischen Reduktion bei Protozoen ist so auffallend, daß man sie ursprünglich für Reduktionsteilungen gehalten hat. Nachdem aber neuerdings die richtige Zahlenreduktion in der Zygote der Coccidien aufgefunden worden ist, beschränkt sich die Ähnlichkeit nur auf den Umstand, daß in beiden Fällen eben rückgebildete Fortpflanzung vorliegt.

Die Befruchtung der Coccidien vollzieht sich wie beim tierischen Ei, indem das Spermium durch einen Empfängnishügel eindringt. Die beiden Kerne verschmelzen hierauf, und es bildet sich sofort ein Synapsisstadium, und die daran schließende erste Kernteilung der Zygote ist die Reduktionsteilung (Dobell 1914, Reichenow 1921).

Bei den Volvocales und vermutlich den meisten übrigen Grünalgen findet sich gleichfalls zygotische Reduktion. In dieser Gruppe treffen wir alle Übergänge von morphologischer Isogamie bis zu extremer Eibefruchtung. Bei *Chlorogonium*, einer der einfachsten Volvocalen, unterscheidet sich die geschlechtliche Fortpflanzung, die Gamogonie, von der ungeschlechtlichen dadurch, daß bei der

letzten in der Regel nur zwei Kern- und Zellteilungen der Mutterzelle stattfinden, bei der Gametenbildung dagegen in der Regel vier, so daß meist 32 kleine Gameten zur Ausbildung gelangen (Abb. 37). Sämtliche Kerne, bei der agamen wie bei der gametischen Fortpflanzung zeigen die haploide Chromosomenzahl zehn (Abb. 37 e u. k). Die kopulierenden Gameten, die auf diese Weise zustande kommen, sind morphologisch völlig gleich (Abb. 38) (DANGEARD 1898, HARTMANN 1921).

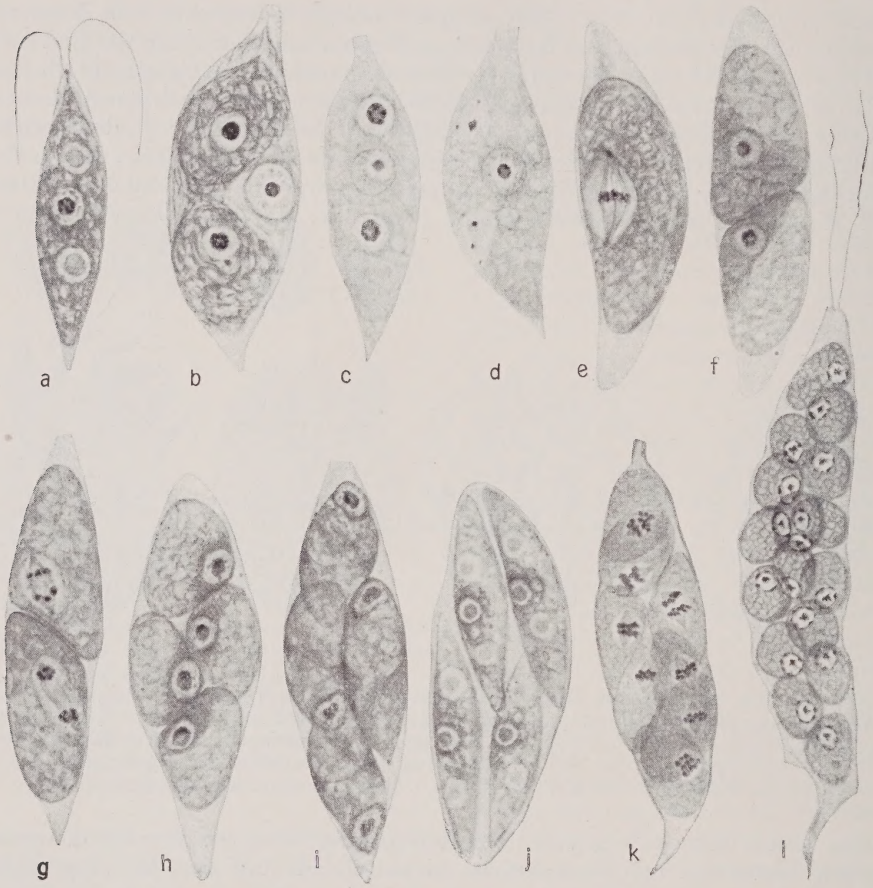


Abb. 37. *Chlorogonium elongatum* (DANGEARD) (Volvocale).
a Vegetative Form. *b*—*j* 9 Stadien der agamen Fortpflanzung. *b*—*d* Auflösung der Pyrenoide. *e* 1. Mitose (10 Chromosomen). *f*—*h* Zwei- und Vierteilung. *i*, *j* Bildung der Basalkörner und der neuen Pyrenoide. *k*, *l* Endstadien der Gametenbildung. *k* Achtzellenstadium mit Mitosen (10 Chromosomen). *l* 16-Zellenstadium.
Vergr. 1950fach. Nach HARTMANN 1921.

Die Endglieder der Reihe des Volvocales, die Gattung *Eudorina* und *Volvox*, zeigen wie die Endglieder der Sporozoenreihe ausgesprochene Oogamie. Dieselbe kommt (wie bei den Coccidien) zustande, indem bei den weiblichen Gametocyten jede Zell- und Kernteilung unterbleibt, während bei den männlichen die Zahl der Teilungsakte noch eine Erhöhung erfährt. Die männlichen Gameten erfahren dadurch noch eine Verkleinerung an Zellmasse und werden ausgesprochen spermienähnlich (Abb. 39).

γ) Oogamie der Samenpflanzen

An die Oogamie von *Volvox* schließt sich die Eibefruchtung der höheren Algen und Pilze sowie der Cormophyten (Moose, Farne und Blütenpflanzen) direkt an. Die Unterschiede in der Befruchtung der einzelnen Gruppen beziehen sich nur auf den verschiedenen Ort, an dem die Reduktionsteilung sich vollzieht; dazu kommt für die Blütenpflanzen (und manche Thallophyten) der Wegfall der Geißeln bei den Spermatien (Pollenkörnern). Höhere Braunalgen (z. B. *Dictyota* s. S. 85), sowie Moose und Farne zeigen intermediäre oder Sporenreduktion und damit einen anthitetischen Generationswechsel in typischer Weise (s. darüber später S. 84). Darauf kommen wir im Schlußkapitel noch ausführlich zurück. Die haploide Generation, der Gametophyt der Blütenpflanzen, ist stark zurückgebildet. Abgesehen von der eingeschalteten, kleinen Haploidgeneration vollziehen sich hier die Befruchtungsvorgänge in derselben Weise wie die Eibefruchtung der Tiere.

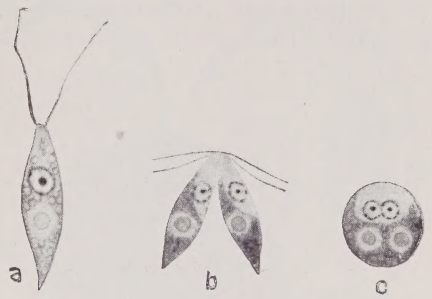


Abb. 38. *Chlorogonium elongatum* (DANGEARD) (Volvocale). *a* Freier Gamet. *b* Kopulation der Isogameten. *c* Zygote. Vergr. 1950fach. Nach DANGEARD 1898 und HARTMANN 1921.

Auf die Ausbildung dieser haploiden Generation, des Gametophyten, wollen wir an dieser Stelle nicht näher eingehen (s. unten bei Generationswechsel S. 97) und nur betonen, daß die Reduktionsteilungen sich genau in derselben Weise vollziehen, und dabei eine oder vier sich weiter entwickelnde haploide Zellen

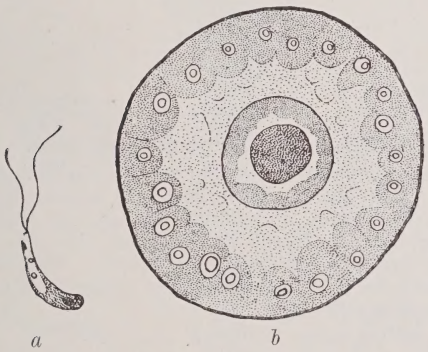


Abb. 39. *Volvox globator* (Volcocale). *a* Mikrogamet. *b* Makrogamet. Nach KLEIN (1890) aus WILSON 1925.

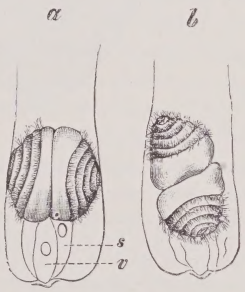


Abb. 40. Spermatozoidenbildung und Befruchtung bei *Zamia floridana* (Cycadacee). *a*, *b* Pollenschläuche mit vegetativer Prothalliumzelle *(v)*. Stielzelle *(s)* und den beiden Spermatozoiden. *a* vor Beginn, *b* nach Beginn der Cilienbewegung. Nach WEBBER 1901 aus HARTMANN 1927.

gebildet werden. Den eigentlichen Befruchtungsvorgang der höheren Pflanzen wollen wir an der Hand zweier Beispiele, der Befruchtung einer gymnospermen Pflanze und des Normalfalls der Angiospermen kennen lernen.

Bei den Cycadeen unter den Gymnospermen werden von jedem Pollenkorn zwei bewegliche Spermien gebildet, die mit einem Geißelband ausgestattet sind (Abb. 40a, b). Sie schwimmen auf das reife Ei zu und dringen in das Eiplasma ein, wobei das Geißelband an der Eioberfläche liegen bleibt (Abb. 41). Der Spermakern rückt auf den Eikern zu und verschmilzt mit ihm in der bekannten

Weise. Die Übereinstimmung mit der früher geschilderten Eibefruchtung (Protozoen und Metazoen) liegt hier klar zutage.

Im Prinzip dasselbe, wenn auch in mancher Hinsicht abgeändert, spielt sich bei der Befruchtung der Angiospermen ab. Durch die bekannten zwei Reifeteilungen werden die männlichen Pollenmutterzellen zunächst in vier haploide Pollenzellen (Gonen) aufgeteilt. Die einzelnen Pollenkörner teilen sich dann weiterhin in eine vegetative Zelle (Schlauchzelle oder Schlauchkern) und eine generative (Abb. 42 b), welch letztere sich durch eine nochmalige Teilung in

a *b*

Abb. 41. *Stangeria paradoxa* (Cycadacee). Längsschnitt durch befruchtete Eier. *a* Stadium der Kernverschmelzung; der kleine „Auswuchs" des Eikerns ist ein Teil des in den Eikern eingedrungenen Spermakerns. Im oberen Eipol liegt die abgeworfene Wimperspirale des Spermatozoids. *b* Stadium der ersten „Furchungs"teilung. An Stelle des Synkaryons liegt eine winzige Spindel; der Rest des Kerns ist zerflossen. Im oberen Eipol die abgeworfene Wimperspirale; darüber drei überzählige Spermatozoide. NB. Das befruchtungsreife Ei ist haploid; sein Riesenwuchs setzt erst nach der Reifungsteilung (der Makrosporenmutterzelle) ein.
Vergrößerung 42fach. Nach Chamberlain 1916.

zwei Sexualzellen, resp. Spermakerne zerlegt (Abb. 42 a, b und Abb. 43, 1). Die drei Zellen oder Kerne bilden die hier stark rückgebildete haploide Generation, den männlichen Gametophyten.

Im weiblichen Geschlecht vollzieht sich die Entwicklung des sog. Embryosacks, der die befruchtungsfähige Eizelle enthält, in der Weise, daß die Embryosackmutterzelle sich unter Reduktion der Chromosomen in vier Zellen (Gonen) aufteilt (Abb. 43). Während drei nicht generativ sind (Ausnahmen kommen hier vor), wächst eine heran und bildet die Anlage des Embryosacks (Abb. 43). Die große Zelle wird aber nicht, wie beim tierischen Befruchtungsvorgang, direkt zum befruchtungsfähigen Ei, sondern der Kern teilt sich noch mehrmals, im Normalfalle dreimal (haploider Gametophyt). Die dadurch entstehenden

Kerne haben folgendes Schicksal. Zwei rücken als Polkerne in die Mitte und verschmelzen später zu sekundären Embryosackkernen oder Endospermkernen (*p*) (Abb. 44). Die übrigen verteilen sich zu je drei an die beiden Pole und es wird eine Protoplasmazone samt einer Membran um sie abgegrenzt. Von den am Mikropylen-Pol liegenden Zellen wird eine zur Eizelle (*e*), die beiden übrigen zu den zwei Synergiden (*s*), Hilfszellen, die bei der Befruchtung durch ihre chemotropische Beeinflussung eine Rolle spielen. Die drei an dem anderen Pol gelegenen Zellen liefern die sog. Antipoden (*a*). Bei anderen Pflanzenfamilien ist die haploide Generation entweder größer oder noch kleiner, d. h. die reduzierten Zellen, von denen die Anlage des Embryos ausgeht, teilen sich mehr oder weniger als dreimal. Der hier geschilderte Fall *(Lilium)* gilt als Normalfall.

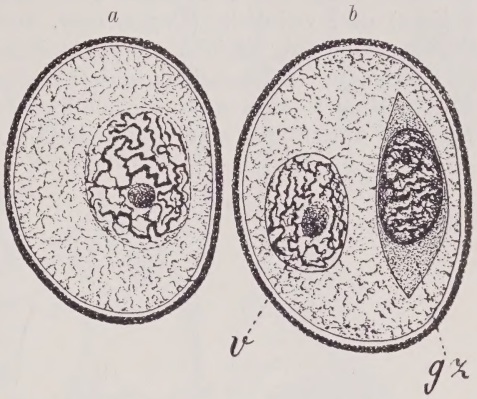


Abb. 42. Bildung der generativen Zelle und der Spermakerne im Pollenkorn. *a* und *b* Pollenkörner von *Lilium martagon* vor und nach der Bildung der generativen Zelle. *v* Kern der vegetativen Zelle. *gz* Generative Zelle. Nach Guignard, Ernst und Merell aus Ernst 1913.

Bei der Befruchtung wächst das Pollenkorn zu dem Pollenschlauch aus (Abb. 45) und die beiden Spermakerne dringen aktiv in den Embryosack ein. Sie weisen dabei vielfach eine sehr kompakte, oft schraubenförmig gedrehte Form auf (Abb. 44). Einer von ihnen dringt in die Eizelle und verschmilzt mit dem Eikern, der zweite wandert auf die Polkerne zu und vereinigt sich mit ihnen. Es findet also, wie Navashin (1898) zuerst festgestellt hat, eine doppelte Befruchtung statt. Doch entsteht der neue Embryo nur aus dem sich entwickelnden befruchteten Eikern, während aus dem Verschmelzungsprodukt des zweiten Spermakerns mit dem Polkern das Endosperm zur Ausbildung gelangt. Für die Vererbung hat das natürlich bestimmte Folgen. Bei Bastardierung weist die Samenschale (die von dem Endosperm gebildet wird) der P-Mutter bereits F_1-Charakter auf und an dem Samen der F_1-Pflanzen (z. B. sehr schön bei Maisbastarden) treten bereits die Aufspaltungsverhältnisse der F_2-Generation auf.

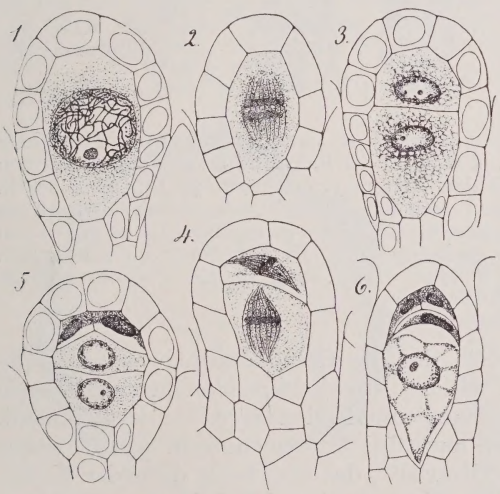


Abb. 43. Junge Samenanlagen von *Burmannia* mit Stadien der Tetradenteilung der Embryosackmutterzelle. 1 Nucellus mit großer Embryosackmutterzelle und epidermaler Zellschicht. 2—5 Verlauf der beiden Kern- und Zellteilungen. 6 Verdrängung der drei oberen Tetradenzellen durch die zum Embryosack auswachsende unterste Zelle. Nach Ernst und Bernard aus Ernst 1913.

2. Gametangogamie

Eine von der Kopulation stark abweichende Art der Befruchtung treffen wir bei gewissen Pilzgruppen (Zygomyceten und Ascomyceten).

Hier verschmelzen nämlich nicht einkernige, monoenergide Gameten, sondern die gametenbildenden Elterzellen, die Gametocyten oder Gamonten, die bei diesen Gruppen Gametangien genannt werden. Daher der Name Gametangienkopulation oder Gametangogamie. Auch hier gibt es isogame und anisogame Formen, indem bei den letzten deutlich die Gametangien als männliche (Antheridium) und weibliche (Oogon resp. Ascogon) unterschieden sind, während die ersten eine völlig gleiche morphologische Ausbildung aufweisen.

Isogame Gametangienkopulation findet sich bei den Mucorineen (Abb. 46). Es vereinigen sich zwei morphologisch gleiche, aber physiologisch, konstitutionell männliche und weibliche (+ und —) vielkernige Gametangienzellen

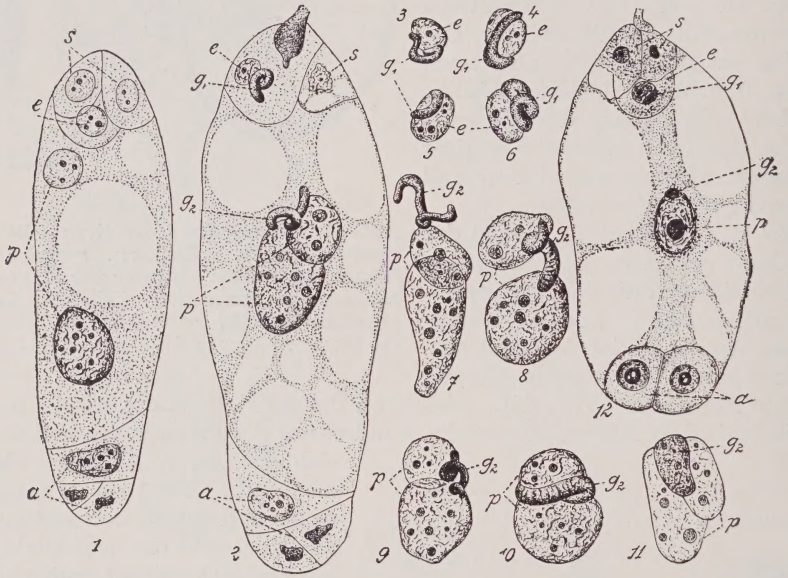


Abb. 44. Befruchtungsvorgang bei *Lilium martagon* (1—11) und bei *Ranunculus cymbalaria* (12). 1 Embryosack vor der Befruchtung. 2 Moment der Befruchtung: der eine der beiden generativen Kerne (g_1) verbindet sich mit dem Eikerne *e*, der zweite (g_2) mit den beiden Polkernen *p*. 3—6 Verschiedene Stadien der Verschmelzung des Eikerns mit dem generativen Kern g_1. 7—11 Verschiedene Stadien der Verschmelzung des generativen Kerns g_2 mit den Polkernen *p*. 12 Embryosack im Momente der Befruchtung. In allen Abbildungen bedeutet: *s* Synergiden. *a* Antipoden. *e* Eikern. *p* Polkern. Vergr. 400fach. Nach Guignard 1899 aus R. Wettstein.

und bilden eine vielkernige Zygote, in der die Gametangienkerne paarweise miteinander verschmelzen resp. sich wie bei *Amoeba diploidea* aneinanderlegen (Moreau 1914) (Abb. 47). Die gametangienbildenden Mycelien sind haploid. Bei der Zygotenkeimung entsteht nun nach den Untersuchungen von Burgeff (1915) an *Phycomycees* ein diploides „Urmycel", das aber keine diploiden Kerne, sondern sog. Dikaryen oder konjugierte Kerne besitzt. Bei der Sporenbildung des Urmycels findet erst die Kernverschmelzung und daran anschließend die Reduktionsteilung statt (Abb. 46, 5). Auch hier ist wie bei *Gonium* mit der Reduktionsteilung eine genotypische Geschlechtstrennung verbunden; aus den Sporen des Urmycels werden entweder + oder — haploide Mycelien gebildet (Blakeslee, Burgeff). [Die Sexualitätsverhältnisse werden ausführlich in Bd. II E zur Darstellung gelangen.] Da bei der Gametangienkopulation nicht nur zwei Kerne

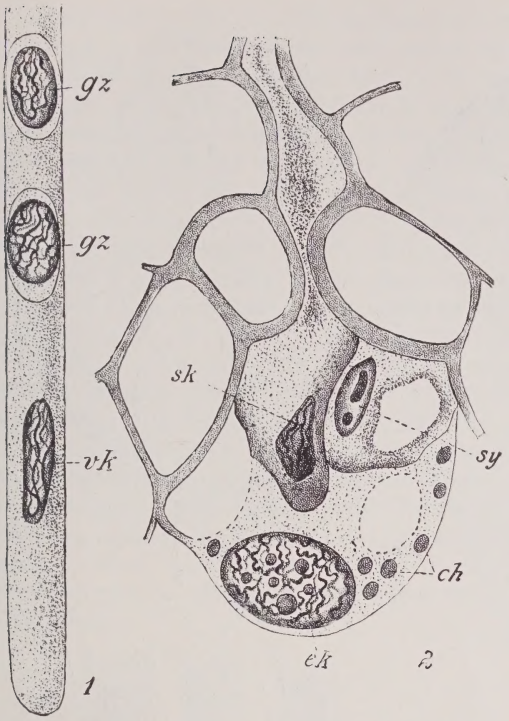


Abb. 45. Pollenschlauchende von *Lilium martagon*. 1 Ende des wachsenden Pollenschlauches. *vk* Vegetativer Kern. *gz* Generative Zellen. 2 Der Pollenschlauch in die Eizelle eindringend. *sk* Einer der generativen Kerne. *ek* Eikern. *sy* Synergidenkern. *ch* Chromatophoren. Sehr stark vergrößert.
Nach Guignard 1899 aus R. Wettstein.

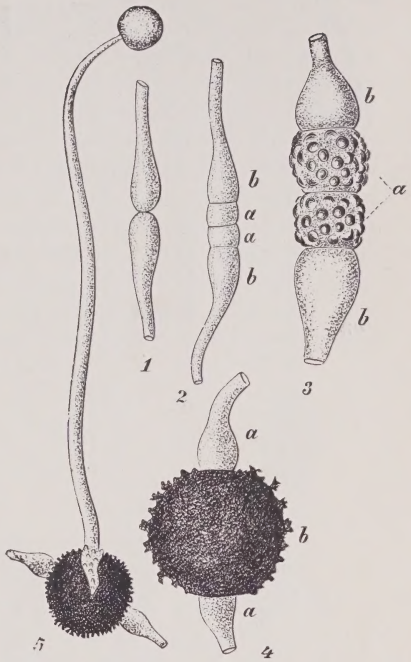


Abb. 46. Zygosporenbildung von *Mucor mucedo* (Zygomycet). 1 Conjugationsäste. 2 Abgrenzung der Gametangien *a* von den Suspensoren *b*. 3 Weiteres Stadium; die Warzen der Membran beginnen ihre Bildung. 4 Reife Zygospore (*b*) zwischen den Suspensoren (*a*). 5 Keimung der Zygospore; Hyphe mit einem Sporangium. 1—4 Vergr. 225fach; 5 Vergr. ca. 60fach. Nach Brefeld aus Bonner Lehrbuch.

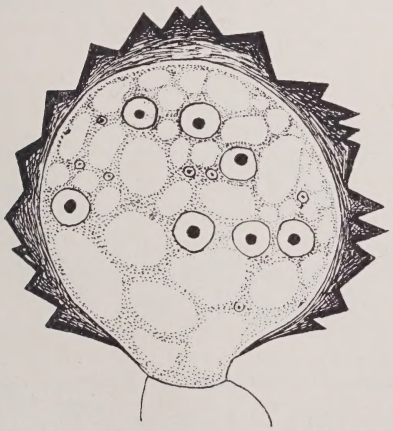


Abb. 47. *Mucor* spec. (Zygomycet). Ältere Zygospore. Eine Anzahl verschmolzener Kerne; daneben einige, die ohne Partner geblieben sind, in Degeneration. Vergr. ca. 1000fach. Nach F. Moreau 1913 aus Tischler.

verschmelzen, sondern gleichzeitig viele Kernpaare entstehen, so liegt in ihr eine vielfache Befruchtung vor. Dieselbe kommt dadurch zustande, daß in den vielkernigen Gamonten (Gametangien) die Kernteilungen wie bei normaler Gametenbildung erfolgen, die Zellteilungen dagegen unterbleiben, so daß mehrere Kopulationskerne resp. Dikaryen in der Zygote gebildet werden. Selbstverständlich ist auch phylogenetisch die Gametangienkopulation von einfacher Merogamie, wie sie bei verwandten Pilzen (z. B. *Monoblepharis)* sich heute noch findet, abzuleiten.

Prinzipiell das Gleiche finden wir bei den Ascomyceten, bei denen Harper (1900)

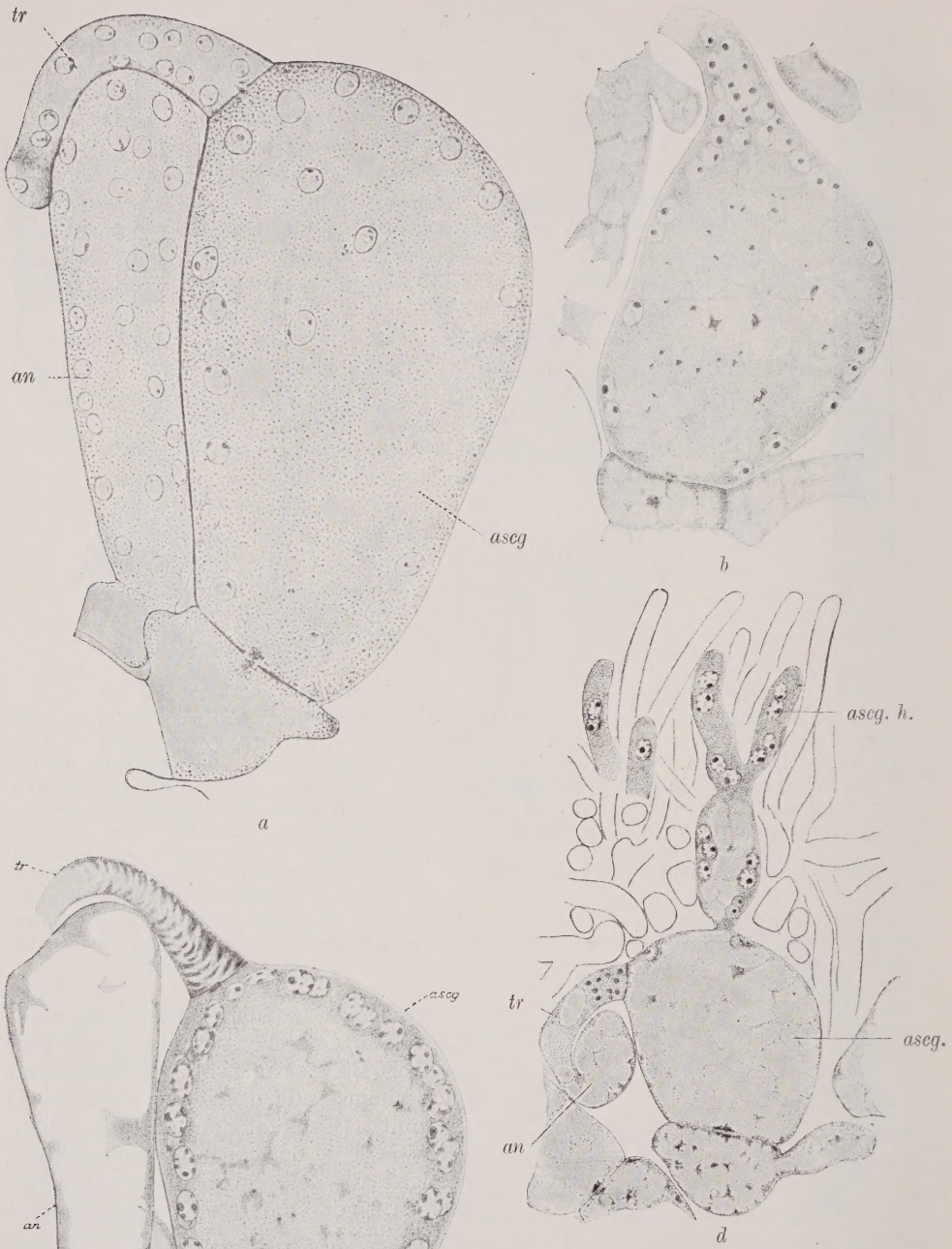
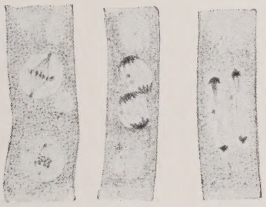


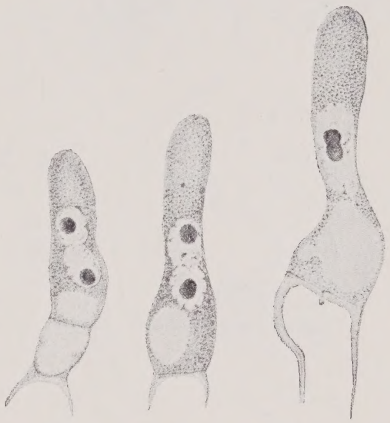
Abb. 48. Befruchtung von *Pyronema confluens* (Ascomycet). *a* Antheridium *(an)*, Asogon *(asc)* vor der Befruchtung, *tr* Trichogyne. *b* Einwanderung der männlichen Kerne in das Ascogon. *c* Das befruchtete Ascogon, die Kerne zu Paaren angeordnet. *d* Ascogon, aus dem die ascogenen Hyphen hervorwachsen. Vergr. *a* 1750, *b*—*d* 1300fach. Nach Claussen 1912.

und Claussen (1912) diese Verhältnisse im Zusammenhang aufgedeckt haben. Hier gelangen deutlich männliche Antheridien und weibliche Ascogone zur Ausbildung (Abb. 47). An dem Ascogon sitzt noch eine schlauchartige, mehrkernige Zelle, die Trichogyne, die als Empfängnisorgan bei der Befruchtung dient (Abb. 48 *tr*). Die Befruchtung vollzieht sich in der Weise, daß die Kerne des männlichen Antheridiums durch die Trichogyne in das Ascogon hinüberwandern (*b*), nachdem zuvor die Kerne der Trichogyne degeneriert sind. In dem Oogon findet nun nicht, wie Harper ursprünglich angegeben hat, eine paarweise völlige Verschmelzung je zweier Kerne statt, sondern die männlichen und weiblichen Kerne legen sich nach Claussen nur paarweise eng zusammen (*c*). Aus dem Ascogon wachsen dann ascogene Hyphen hervor, in welche die unverschmolzenen Kernpaare einwandern und durch konjugierte Kernteilungen sich weiter vermehren (Abb. 49 u. Abb. 50). Die diploide Generation oder Diplophase sitzt also hier direkt auf dem Ascogon auf. Erst in den Endzellen der ascogenen Hyphen verschmelzen die beiden Abkömmlinge der Gametenkerne (Abb. 50), darauf folgt sofort eine Reduktionsteilung, und die dabei entstehenden Kerne finden bei der Bildung der Ascosporen Verwendung. Die Ascosporen sind Gonosporen. Es liegt intermediäre oder Sporenreduktion vor (Wilson).



a *b* *c*

Abb. 49. *Pyronema confluens* (Ascomycet). *a—c* Kernpaarteilungen in den ascogenen Hyphen. Vergr. 1750fach. Nach Claussen 1912



a *b* *c*

Abb 50. *Pyronema confluens* (Ascomycet). *a—c* Verschmelzung des Kernpaares im jungen Ascus. Vergr. 1750fach. Nach Claussen 1912.

3. Konjugation

Die Erscheinungen der Merogamie und Gametangienkopulation ermöglichen es uns erst, den Befruchtungsvorgang der Infusorien richtig zu deuten. Er war als erster Befruchtungsvorgang von Protozoen genauer bekannt geworden (Bütschli 1876, Maupas 1888, 1889, R. Hertwig 1899) und wurde bis in die neueste Zeit meist als einziges Beispiel, ja geradezu als Paradigma der Protozoenbefruchtung immer wieder beschrieben, obwohl er eine abgeleitete und schwer verständliche Form darstellt. Bei der Konjugation der Infusorien legen sich zwei Individuen aneinander und verschmelzen meist zeitweilig an der Mundöffnung. Dabei werden in der Regel die hier befindlichen Organellen rückgebildet, eingeschmolzen. In einigen Fällen bleibt aber der Zellmund völlig erhalten, ja es kommt gelegentlich überhaupt nicht zu einer eigentlichen Verschmelzung *(Ophryoscoleciden)*. Die Infusorien sind nun gegenüber den anderen Protozoen dadurch ausgezeichnet, daß sie zwei verschiedene Kernsorten besitzen, den oder die somatischen Makronuklei und den oder die generativen Mikronuklei oder Geschlechtskerne. Wir schildern hier der Einfachheit halber ein Beispiel, bei dem nur ein Makro- und ein Mikronukleus vorhanden ist, nämlich *Chilodon uncinatus* nach

den Untersuchungen von ENRIQUES (1908). Es konjugieren stets zwei verschieden große Individuen, wobei der rechte Conjugant immer der größere ist (Abb. 51). Der Mikronukleus führt nun drei rasch aufeinanderfolgende Kernteilungen durch (Abb. 51). Die beiden ersten sind die Reife- oder Reduktionsteilungen, die dritte ist die sog. sexuelle Teilung, die zur Bildung eines männlichen Wander- und eines weiblichen stationären Kernes führt (Abb. 51 e). Der ersten Reifeteilung

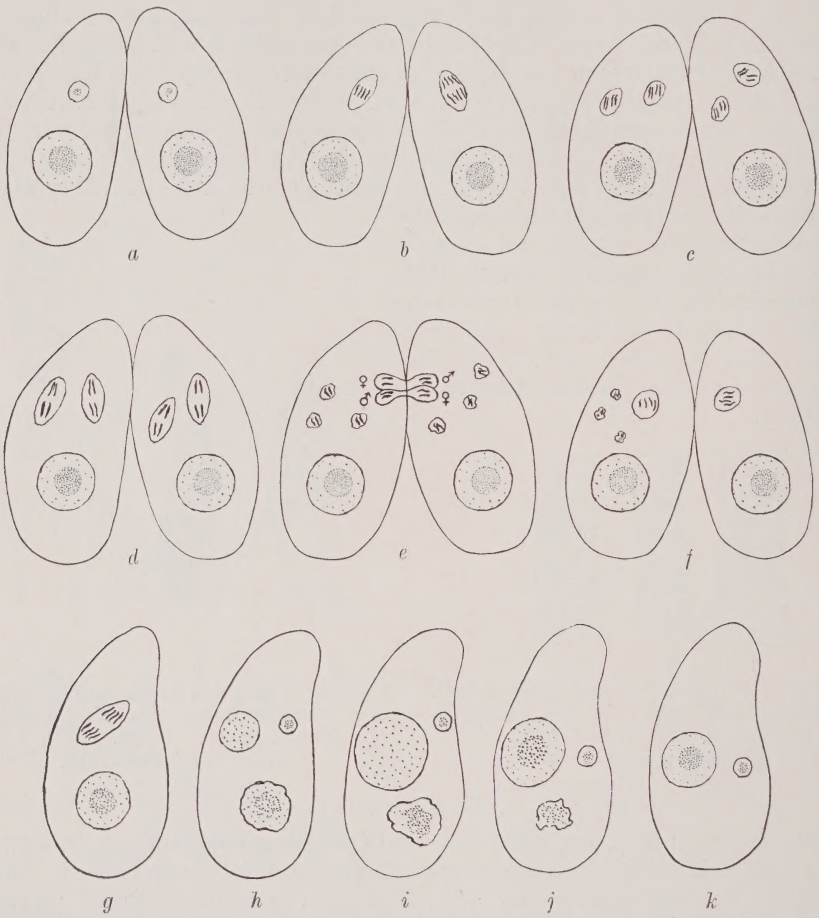


Abb. 51. Schema der Konjugation von *Chilodon uncinatus* (EHR.) (Ciliat). Dem Schema sind die Untersuchungen von ENRIQUES (1908) zugrunde gelegt. *a* Aneinanderlagerung der Konjuganten. *b* und *c* erste Reifungsteilung (Äquationsteilung, vier Chromosomen). *d* Zweite Reifungsteilung (Reduktion, zwei Chromosomen). *e* Dritte Mikronukleusteilung und Austausch der Kerne. *f* Karyogamie. *g*—*k* Bildung des neuen Makronukleus.
Aus HARTMANN 1917.

geht eine für dieses Stadium charakteristische Längsstreckung mit asymmetrischer Zuspitzung des Kernes voraus, das sog. Sichelstadium (Abb. 52 c). Bei der ersten Reifeteilung werden die vier Chromosomen halbiert, von den vier Tochterchromosomen vereinigen sich aber in den letzten Teilungsstadien wieder je zwei zu zwei Dyaden (Abb. 52). Die zweite Teilung ist danach die eigentliche Reduktionsteilung, in der die Dyaden aufgeteilt werden, so daß jeder der vier Mikronuklei nur die haploide Chromosomenzahl zwei enthält (Abb. 52). Drei

von den reduzierten haploiden Mikronukleis gehen zugrunde, werden resorbiert. Der vierte teilt sich darauf in jedem Konjuganten ein drittes Mal, wobei die Kernteilungsspindeln an die Verbindungsbrücke der beiden Konjuganten rücken und sich hier parallel stellen (Abb. 51, 52). Die dabei in den anderen Konjuganten hinüberragenden Tochterkerne, die Wanderkerne oder männlichen Kerne, verschmelzen hierauf mit den zurückbleibenden stationären weiblichen Kernen zu je einem Synkaryon. Nach der gegenseitigen Kernverschmelzung

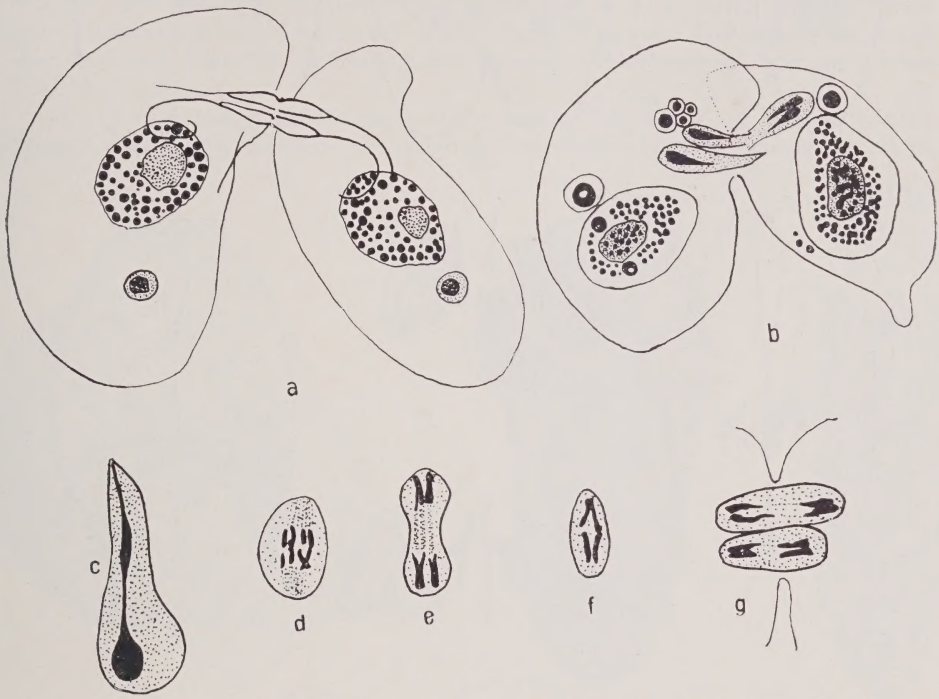


Abb. 52. *Chilodon uncinatus* (Ehr.) (Ciliat). *a* und *b* Zwei Konjugationsstadien von der Bauchseite. *a* Seitliche erste Aneinanderlagerung der ungleichen Konjuganten, Drehung des Schlundapparates des linken (in der Abbildung rechten) kleineren Konjuganten nach rechts. *b* Späteres Konjugationsstadium im Moment des Kernaustausches im linken (in der Abbildung rechten) kleineren Konjuganten bereits Karyogamie, im rechten oben die vier degenerierenden Mikronuklei und über dem Makronukleus ein Chromatinbrocken. *c* Mikronukleus vor der ersten Reifeteilung (Synapsis). *d* Erste Reifeteilung des Mikroneukleus, frühe Anaphase, Auseinanderweichen der vier geteilten Chromosomen. *e* Desgl. späte Anaphase, je zwei Chromosomen bilden Dyaden. *f* Dritte Mikronukleusteilung (Anaphase, zwei Chromosomen). *g* Die zwei Mikronukleusspindeln (Anaphase, zwei Tochterchromosomen parallel an der Verschmelzungsstelle der Konjuganten, Austausch der Wanderkerne). Vergr. *a* und *b* ca. 1500fach, *c*—*g* ca. 2000fach. Nach Enriques (1908) aus Hartmann 1921.

trennen sich wiederum die jetzt „befruchteten" Individuen (Abb. 51f). Es handelt sich also um eine Wechselbefruchtung, die dadurch möglich ist, daß die Zellen nicht dauernd verschmelzen, sondern nur ihren männlichen Kern austauschen. Der Vorgang bildet im gewissen Sinne eine Parallele zu der wechselseitigen Befruchtung der hermaphroditen Trematoden. Diese Verhältnisse sind offenbar wie die Gametangienkopulation durch Unterdrückung einer ursprünglichen merogamen Gametenbildung phylogenetisch entstanden. Während es sich aber bei der Gametangienkopulation um getrenntgeschlechtliche Gametangien oder Gamonten handelt, liegen bei den isogamen Infusorien hermaphrodite,

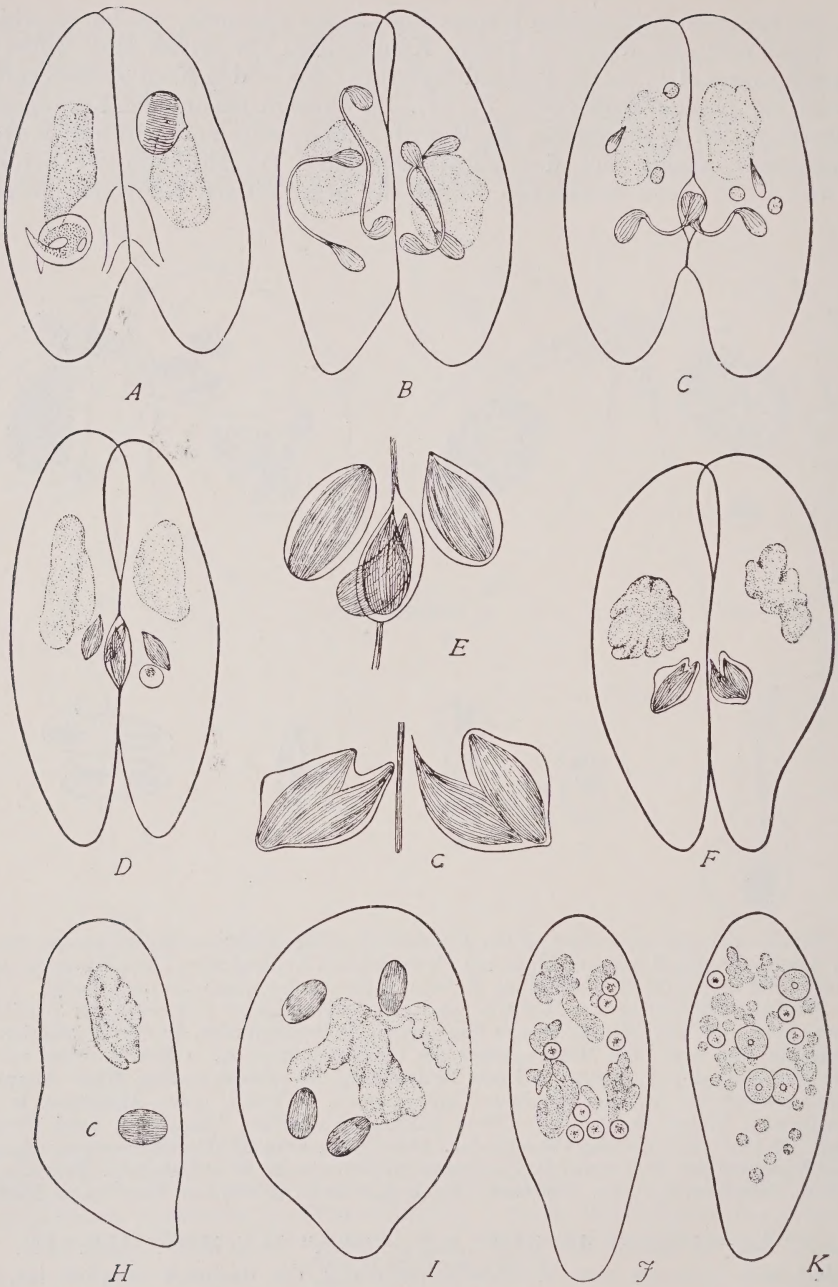
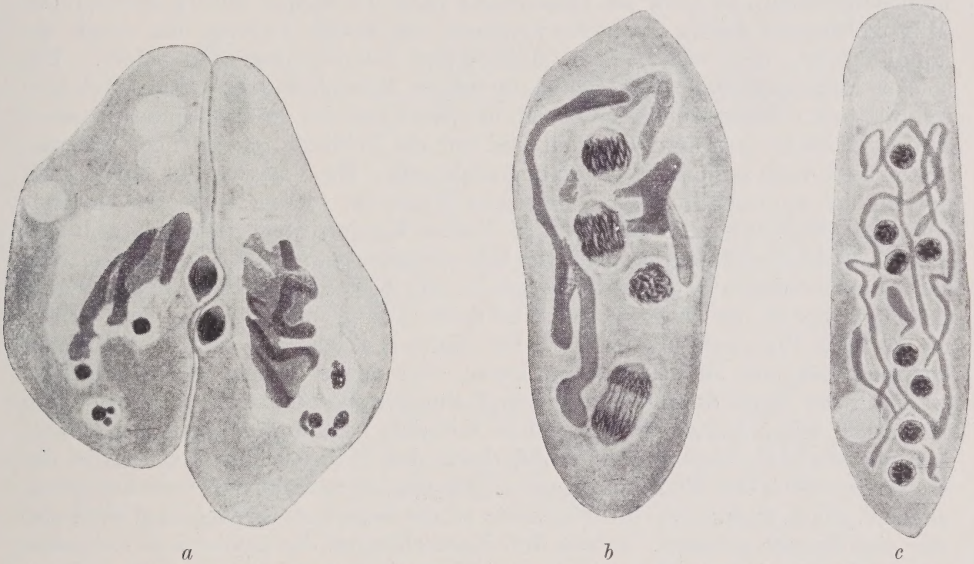


Abb. 53. *Paramaecium caudatum* (Ehrbg.) (Ciliat). Konjugation, halbschematisch. *A* Mikronuklei vor der ersten Teilung, links Sichelstadium, rechts Spindel der ersten Reifeteilung. *B* Zweite Teilung. *D* Dritte Teilung, Beginn des Kernaustausches, drei zugrunde gehende Reduktionskerne in jedem Konjuganten. *D* Überwandern der männlichen Wanderkerne. *E* Dasselbe stärker vergrößert. *F* Karyogamie. *G* Desgl. stärker vergrößert. *H* Exkonjugant, Synkaryon (Frischkern), erste Teilung. *I* Vier neue Mikronuklei in Teilung, Zerbröckelung des alten Mikronukleus weiter vorgeschritten. *K* Vier von den acht Mikronuklei in neue Makronukleusanlagen umgewandelt.
A—*C* nach R. Hertwig 1889, *D*—*K* nach Maupas 1888 aus Hartmann 1927.

gemischt-geschlechtliche Formen vor, die nur ihre männlichen Gametenkerne gegenseitig austauschen. Die konjugierenden Infusorien dürfen daher nicht, wie es vielfach geschieht, als Gameten angesprochen werden, sie sind vielmehr den Gamonten oder Gametangien homolog, und zwar handelt es sich um gemischtgeschlechtliche Gamonten.

Nach der Trennung der Gamonten erfolgt bei *Chilodon* eine einmalige Teilung des Synkaryons (Abb. 51g, k) und von den beiden Tochterkernen bleibt der eine der dauernde Mikronukleus, der andere wächst heran und wird zum neuen Makronukleus (Abb. 51i, k). Hand in Hand mit der Ausbildung des neuen Makronukleus geht die Auflösung des bis zur Exkonjugation normalen alten Makronukleus.

Die Konjugation von *Paramaecium caudatum* (Abb. 53, 54), dem bekannten Infusor, das auch vielfach zu Erblichkeitsstudien benutzt wurde, verläuft



a *b* *c*

Abb. 54. *Paramaecium caudatum* (Ciliat). Drei Konjugationsstadien, die den Zerfall des Makronukleus zeigen. *a* Kurz nach der Karyogamie (median die beiden Synkaryen). *b* Exkonjugant, dritte metagame Teilung des Synkaryons. *c* Desgl. kurz vor der Differenzierung der Makronukleusanlagen. Vergr. 650fach. Aus HARTMANN 1921.

im Prinzip in derselben Weise. Nur die Vorgänge in den Exkonjuganten, die zur Bildung des neuen Makro- und Mikronukleus führen, sind wie bei fast allen übrigen Ciliaten komplizierter. Der Zerfall des alten Makronukleus in runde Brocken, die erst allmählich (bis nach der 2. Teilung) resorbiert werden, beginnt auch hier in den Exkonjuganten. Das Synkaryon teilt sich dagegen nicht (wie bei *Chilodon*) einmal, sondern dreimal hintereinander und es entstehen auf diese Weise acht Mikronuklei (Abb. 53, 54). Von diesen entwickeln sich vier zu neuen Makronukleusanlagen, drei gehen zugrunde und einer bleibt als dauernder Mikronukleus erhalten (Abb. 53). Bei der nächsten Zellteilung teilt sich der neue Mikronukleus, und seine Tochterkerne kommen mit zwei der nun schon neugebildeten Makronukleusanlagen in die Tochtertiere. Auch bei der zweiten Zellteilung der Exkonjuganten findet noch keine Teilung der Makronuklei statt, sondern erst eine Verteilung der zwei vorhandenen Makronuklei. Erst nach der dritten Teilung der Exkonjuganten ist der normale Kernzustand des Infusors wieder erreicht, ein Mikronukleus und ein fertiger Makronukleus von der üblichen Struktur.

Erst jetzt sind auch die Trümmer des alten Makronukleus resorbiert, und es folgen nun wieder die normalen Teilungen.

Außer dieser isogamen Konjugation gibt es auch eine anisogame oder heterogame, die äußerlich an eine anisogame Kopulation erinnert, da der kleinere Mikrogamont mit den größeren Makrogamonten völlig verschmilzt. Trotzdem liegt aber, wie die genaueren Kernvorgänge zeigen, eine abgeänderte Infusorienkonjugation vor, die auch durch Zwischenformen mit der normalen Konjugation verbunden ist. Der Vorgang vollzieht sich bei den Vorticelliden ziemlich übereinstimmend in folgender Weise. Die Makrokonjuganten (Gamonten) unterscheiden sich in nichts von gewöhnlichen Individuen, während die kleinen Mikrokonjuganten (Mikrogamonten) durch zwei oder drei rasch aufeinander folgende Teilungen ohne darauffolgendes Wachstum gebildet werden. Letztere entwickeln einen hinteren Wimperkranz, lösen sich vom Stiel und schwärmen umher. In manchen Fällen, so z. B. bei *Opercularia* nach Enriques (1907) entsteht der Mikrokonjugent durch die letzte progame, vegetative Teilung, die stark inäqual erfolgt, und so je einen Makro- und Mikrokonjuganten liefert. Ein solcher Mikrokonjugant legt sich dann einem Makrokonjuganten an und verschmilzt mit ihm, wobei der ganze Kernapparat und der größte Teil des Plasmas in den Makrokonjuganten übergeht und nur die Pellikula mit geringen Plasmaresten außerhalb zurückbleibt und zugrunde geht. Die Vorgänge an den Kernen spielen sich zum großen Teil in derselben Weise ab, wie bei der isogamen Konjugation (Abb. 55). Die Makronuklei beider Konjuganten zerfallen in kleine Stücke, welche resorbiert werden. Der Mikronukleus des großen Konjuganten teilt sich zunächst durch zwei Reifeteilungen in vier Kerne, von denen drei zugrunde gehen, während der vierte durch eine dritte Teilung zur Bildung eines stationären- und Wanderkernes führt. Der Mikroneukleus des Mikrokonjuganten dagegen teilt sich in acht Tochterkerne, von denen sieben zugrunde gehen, während der achte durch eine weitere Teilung in Wanderkern und stationären Kern sich teilt, von denen der erstere mit dem stationären Kern des Makrokonjuganten kopuliert. Der Wanderkern des Makrokonjuganten sowie der stationäre Kern des Mikrokonjuganten gelangen aber nicht zur Verschmelzung, sondern gehen zugrunde. Im Gegensatz zu der isogamen Konjugation wird also nur eine Zygote gebildet. Durch drei Kernteilungen des Synkarions entstehen dann acht Kerne, von denen einer zum Mikronukleus wird, während die anderen zu Makronuklei heranwachsen, die dann durch die drei ersten metagamen Zellteilungen auf die Tochtertiere verteilt werden (Abb. 55).

4. Somatogamie

Während bei Gametogamie und Gametangie die kopulierenden Zellen als Geschlechtszellen ohne weiteres erkennbar sind, und die Befruchtung zugleich immer eine Fortpflanzung darstellt, findet sich bei einer Reihe von Pilzen (Basidiomyceten, Uredineen und gewissen Ascomyceten) eine Art der Befruchtung, die in der Verschmelzung (Kopulation) gewöhnlicher vegetativer Zellen besteht. Dementsprechend ist diese Art der Befruchtung äußerlich in der Regel überhaupt nicht erkennbar und auch nicht normalerweise mit einer Fortpflanzung verbunden. Aus diesen Gründen haben Winkler (1908) und Hartmann (1909) diesen rückgebildeten, „versteckten" Befruchtungsvorgang als Pseudogamie bezeichnet. Da jedoch dieser Ausdruck vielfach für andere biologische Prozesse verwendet wird, so ist die zuerst von Renner (1916) vorgeschlagene und neuerdings auch von Kniep (1928) gebrauchte Bezeichnung Somatogamie bei weitem vorzuziehen, zumal sie auch viel treffender das Wesen des Vorgangs bezeichnet. Die Somatogamie ist meist zugleich eine extreme obligatorische Selbstbefruchtung;

doch kommt auch Fremdbefruchtung speziell bei Basidiomyceten häufig vor. Bei den Basidiomyceten ist die extreme Somatogamie am ausgeprägtesten zur Ausbildung gelangt.

Bei vielen Basidiomyceten findet sich meist eine größere oder kleinere haploide Generation, und in der Mehrzahl der Fälle ist nach den neueren Entdeckungen von Kniep (1913—22) und seinen Nachfolgern eine Fremdbefruchtung mit genotypischer Geschlechtsverteilung bei der Reduktionsteilung vorhanden. Bei den zwittrigen Formen dieser Art entwickelt sich aus den haploiden Basidio-

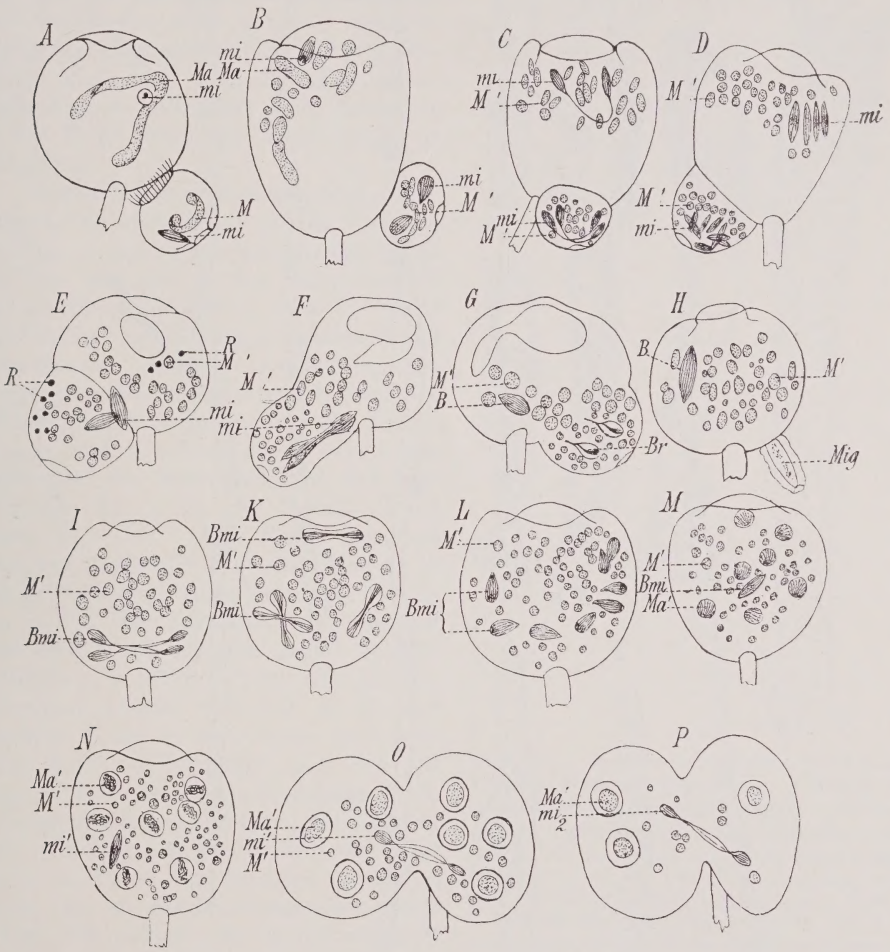


Abb. 55. Befruchtung bei *Vorticella nebulifera*. *A* Anheftung des kleinen Konjuganten an den großen. *B—D* Erste bis dritte Reifungsteilung der Mikronuklei. *E* Im kleinen Konjuganten sieben, im großen Konjuganten drei Restkörper. *F* Bildung von stationärem und Wanderkern *(mi)*. *G—H* Befruchtung und Verschmelzung. *I—N* Metagame Kernteilungen, Bildung der Makronukleusanlagen. *O—P* Metagame Körperteilungen, Bildung der Makronukleusanlagen. *O—P* Metagame Körperteilungen mit Verteilung der Makronukleusanlagen. *B* Befruchtungsspindel. *Bmi* Spindeln, welche aus den Befruchtungsspindeln durch Teilungen hervorgehen. *Br* zugrunde gehender Wander- und stationärer Kern im kleinen Konjuganten. *M'* Zerfall des Makronukleus. *Ma* Makronukleus. *Ma'* Neue Makronukleusanlagen. *Mi* Mikronukleus und dessen Spindeln. *mi'* Neuer Mikronukleus. *Mig* Rest des kleinen Konjuganten. *R* Restkörper (zugrunde gehende Mikronuklei). Etwas modifiziert und schematisiert nach Maupas 1889 aus Doflein.

sporen, mit deren Bildung allgemein die Reduktionsteilung verbunden ist, zunächst ein einkerniges haploides Mycel. Früher oder später geht dieses einkernige Mycel, selbst wenn es von einer Spore ausgegangen ist (Einsporm y c e l), in ein doppelkerniges (diploides) Mycel über, indem zwei vegetative Zellen mit-

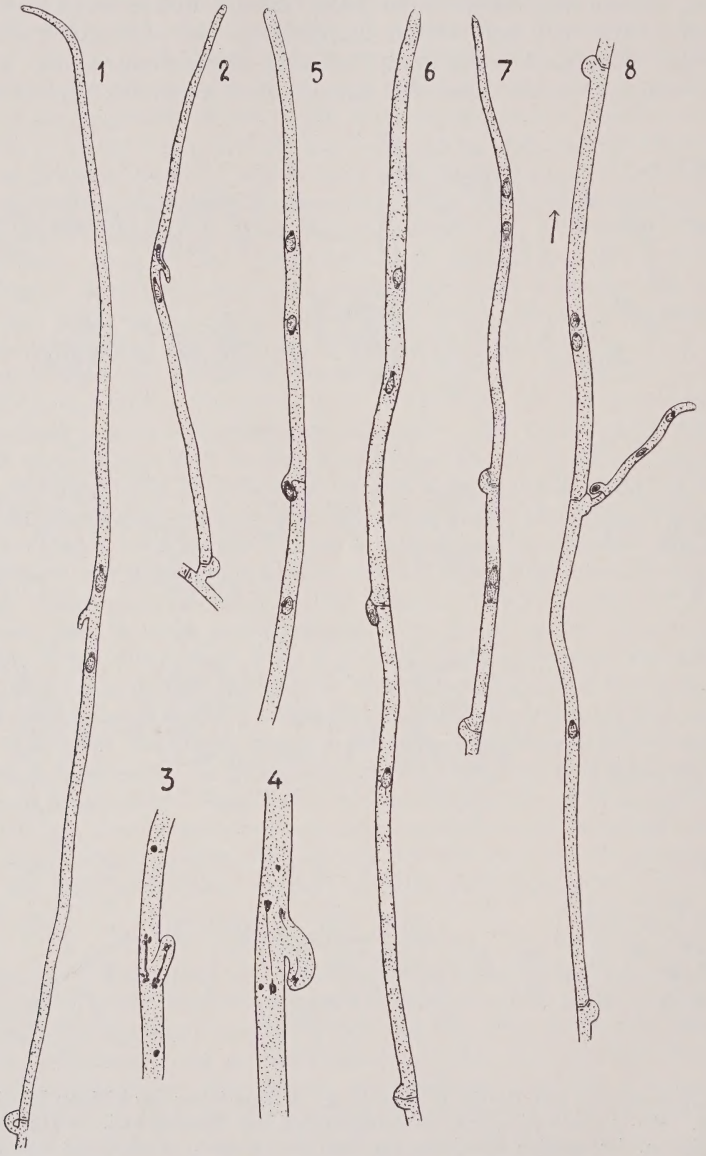


Abb. 56. *Corticum serum* und *Corticum varians* (Hymenomycet). Schnallenbildung und konjugierte Kernteilungen. Vergr. *1—2*, *5—8* 500-, *3* 670-, *4* 1000fach. Nach Kniep 1915 aus Gäumann 1926.

einander verschmelzen. Die dadurch entstandene Diplophase ist dann weiterhin durch sog. Schnallen ausgezeichnet. Es ist das eine Einrichtung, durch die bewirkt wird, daß stets nur zwei Kerne in eine Tochterzelle gelangen, die Abkömmlinge der Kerne der kopulierten Zellen sind (Abb. 56). Bei der Frucht-

körperbildung entstehen Basidiosporen, indem die beiden Kerne zunächst verschmelzen (Karyogamie), darauf durch zwei Teilungen die Reduktionsteilung erfolgt (Abb. 57). Bei den getrennt geschlechtlichen Basidiomyceten entsteht das zweikernige Schnallenmycel, die Diplophase, die auch hier aus der Verschmelzung zweier vegetativer Zellen, also durch somatogame Cytogamie zustandekommt, nur, wenn + und — Mycelien an dem Aufbau beteiligt sind (vgl. Abb. 85, S. 93). An verschiedenen Stellen verschmelzen dann zwei Zellen, die aber, wie hervorgehoben, geschlechtlich verschieden sind und von verschiedenen Mycelien abstammen müssen. Das Mycel wird dann doppelkernig und die Zellteilungen vollziehen sich daraufhin in der Regel unter der Ausbildung von Schnallen.

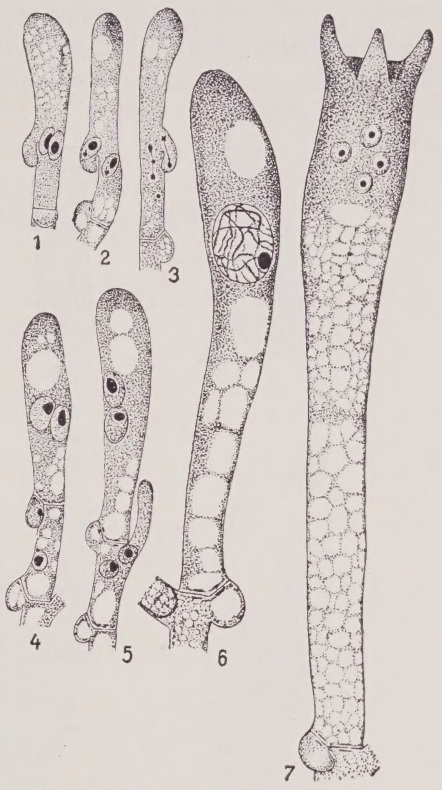


Abb. 57. *Armillaria mucida* (Hymenomycet). Basidienentwicklung. 1 Basidienmutterzelle mit Schnallenanlage. 2, 3 Konjugierte Teilung der Kerne. 4, 5 Zweikernige junge Basidien. 6 Etwas ältere Basidie mit diploidem, aus der Verschmelzung der beiden Primärkerne hervorgegangenem Kern. 7 Basidie mit Kerntetrade (nach der Reduktionsteilung) und vier Sterigmen (wovon eines verdeckt ist). Vergr. ca. 615fach. Nach Kniep 1916 aus Bonner Lehrbuch.

Wir schildern noch einen streng autogamen Fall, den Kniep (1913) von *Hypochnus terrestris* beschrieben hat (Abb. 58, 59). Das Mycel des Pilzes besteht aus zweikernigen Zellen, und die Kerne sind dabei ebenfalls als gonomere Kerne aufzufassen. Bei der Ausbildung der jungen Basidie verschmelzen in derselben Weise, wie schon geschildert, die beiden Kerne, und es erfolgt durch zwei Kernteilungen die Reduktion, so daß vier haploide Kerne in der Basidie liegen (Abb. 58a—d). Am Ende derselben sprossen dann vier Fortsätze hervor, in die je ein Kern einwandert (Abb. 58e, f). An jedem der Fortsätze wird hierauf eine einkernige haploide Zelle, die Basidiospore, gebildet. Noch ehe die Basidiospore abfällt, teilt sich in ihr der haploide Kern in zwei Kerne und nach ihrer Keimung vermehrt sich das auf diese Weise entstandene Kernpaar durch konjugierte Kernteilungen (Abb. 58g, h, 59). Die Gametenkerne sind also hier Schwesterkerne der einzigen haploiden Zelle, die im Entwicklungskreis dieses Pilzes sich findet. Es ist das zugleich der extremste Fall einer Autogamie (s. unten S. 63), der überhaupt möglich ist.

Bei vielen Arten von Uredineen, wie z. B. *Uromyces poae* und *Puccina poarum*, findet sich nach den Untersuchungen von Blackman (1904) sowie Blackman und Fraser (1916) ebenfalls ausgesprochene Somatogamie, indem einfach zwei vegetative Zellen kopulieren. Das vorher einkernige Mycel wird dadurch zweikernig und diese Doppelkerne teilen sich nun durch konjugierte Kernteilungen. Bei der Teleutosporenbildung findet Karyogamie und im Anschluß daran die Reduktionsteilung statt (Abb. 61). Bei anderen Formen dagegen erinnern die der

Teleutosporenbildung vorausgehenden Vorgänge noch stark an besondere Fortpflanzungsprozesse, und sie wurden dementsprechend auch von den früheren Untersuchern als mehr oder minder rückgebildete Gametogamien gedeutet. Aus den einkernigen, haploiden Basidiosporen entstehen bei den „vollständigen" Uredineen, wie z. B. *Phragmidium*, zunächst sog. Spermatogonien, die in großer Menge kleine einkernige Spermatien bilden. Diese Gebilde sind als rückgebildete, funktionslos gewordene männliche Geschlechtszellen aufgefaßt worden. Doch ist diese Deutung neuerdings sehr zweifelhaft geworden, und es ist wohl richtiger sie mit GÄUMANN und anderen als rein ungeschlechtliche Ver-

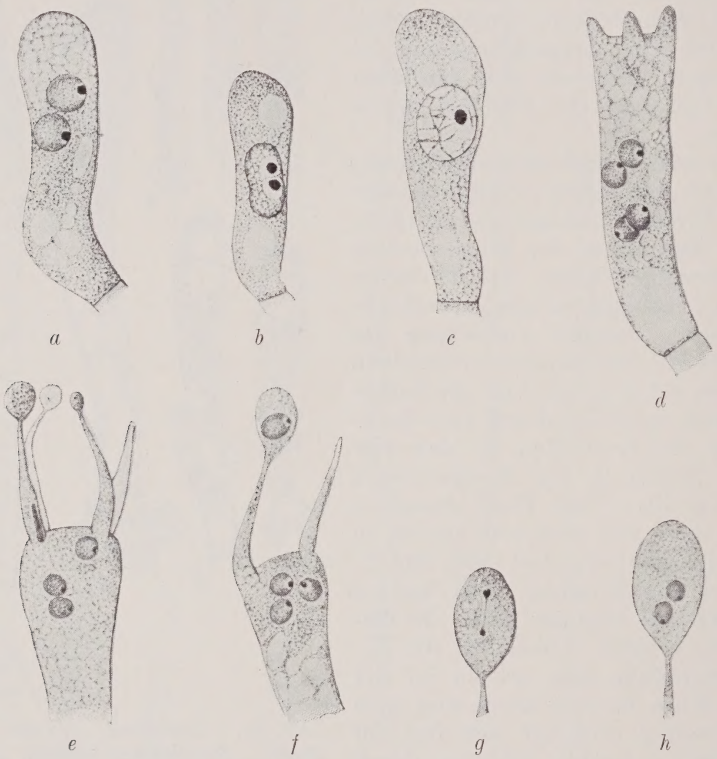


Abb. 58. *Hypochnus terrestris* (Hymenomycet). Entwicklung der Basidiosporen. *a* und *b* Karyogamie. *c* Diploides Synkaryon. *d* Die vier haploiden Kerne. *e*, *f* Einwanderung der Gonenkerne in die Basidiosporenanlage, *g*, *h* Übergang zur Diplophase. Nach KNIEP 1913 aus HARTMANN 1927.

mehrungsprozesse aufzufassen. Die etwa gleichzeitig mit den Spermatogonien am selben Mycel gebildeten Ächidien, die in Ketten zweikernige Ächidiosporen bilden, wurden dann im Hinblick auf die Spermatien als weibliche Geschlechtszellen angesprochen. Die Zweikernigkeit der Ächidiosporen entsteht durch Verschmelzung zweier Zellen. Da diese kopulierenden Zellen jeweils an der Spitze eine kleine sterile Zelle haben, so wurden sie als Sporogone (Oogonien), die sterile Zelle als funktionslos gewordene Trichogyne angesprochen. Es würde sich also, falls diese Deutung richtig wäre, um eine Befruchtung handeln, die in der Verschmelzung zweier weiblicher Gameten (Abb. 60) besteht, ein Vorgang, der, wie wir sehen werden, auch anderweitig vorkommt, und als Parthenogamie bezeichnet wird. Doch ist auch diese Deutung neuerdings höchst zweifelhaft ge-

worden, und es scheint wahrscheinlicher, daß es sich auch hier um einfache somatogame Kopulation handelt. Mag die Frage nach der Deutung des sog. Spermatien und Äcidien der Uredineen in Zukunft so oder so entschieden werden, auf jeden Fall ist mit der Bildung der sog. Äcidiosporen der Übergang von der Haplophase in die Diplophase verbunden, und zwar vollzieht sich derselbe durch einen rückgebildeten Befruchtungsvorgang.

c) Automiktische Befruchtungsvorgänge

Bei den monöcischen Pflanzen und hermaphroditen Tieren werden bekanntlich die männlichen und weiblichen Geschlechtselemente von demselben Indi-

Abb. 59. *Hypochnus terrestis* (Hymenomycet). Die Entwicklung des diploiden Mycels aus der Basidiospore. Nach Kniep 1913 aus Hartmann 1927.

viduum gebildet und in allen diesen Fällen ist von vornherein, falls nicht besondere Einrichtungen vorliegen, die eine Selbstbefruchtung unmöglich machen, wenigstens potentiell eine Selbstbefruchtung zwischen den männlichen und weiblichen Geschlechtselementen desselben Individuums möglich. Bekanntlich findet eine strenge Inzucht bei vielen Pflanzen und einer Reihe von Tieren (Nematoden, Cestoden) tatsächlich statt. Hier kommt also keine Keimplasmamischung, keine Amphimixis zustande, die Befruchtung findet vielmehr durch Selbstbefruchtung, automiktisch statt.

Von Automixis spricht man im allgemeinen aber nicht in solchen Fällen, bei denen sie zwar potentiell möglich ist, bei denen aber auch eine Fremdbefruch-

tung, eine Amphimixis, ebensogut eintreten kann, in vielen Fällen sogar ausschließlich stattfindet. Automiktisch nennt man vielmehr nur solche Befruchtungsvorgänge, bei denen die Selbstbefruchtung obligatorisch ist, die Organisationsverhältnisse so beschaffen sind, daß nur Gameten miteinander zu kopulieren vermögen, die dieselbe Abstammung haben (z. B. Nematoden und kleistogame Blütenpflanzen). Solche Fälle sind in den letzten Jahrzehnten bei Protozoen, Algen und Pilzen in weiter Verbreitung nachgewiesen worden. Ganze Gruppen, wie die Amöbosporidien, viele Ascomyceten, Uredineen usw. zeigen nur automiktische Befruchtungsvorgänge. Diese automiktischen Befruchtungsvorgänge verhalten sich natürlich in ihrer Wirkung auf die Vererbung ganz anders als Fremdbefruchtungen. Bastarde kann es ja bei ihnen nicht geben. Vielfach geben sich dieselben mehr oder minder deutlich als Rückbildungserscheinungen zu erkennen. In anderen Fällen kann man sich dagegen kaum des Eindrucks erwehren, daß es sich um etwas Ursprüngliches

Abb. 60. *Phragmidium speciosum* (Uredinee). 1 Junges Ächidienlager. 2 Kopulation zwischen zwei Nachbarzellen eines solchen Lagers. 3 Auf die Zellfusion eines solchen Lagers ist doppelte Kernteilung gefolgt. 4 Der obere Teil von 3 wird zur Mutterzelle der Ächidiosporen. 5 Eine Reihe von drei zweikernigen Ächidiosporen, die durch die Zwischenzellen getrennt sind; unten die beiden kopulierenden Zellen. Nach Christman 1907.

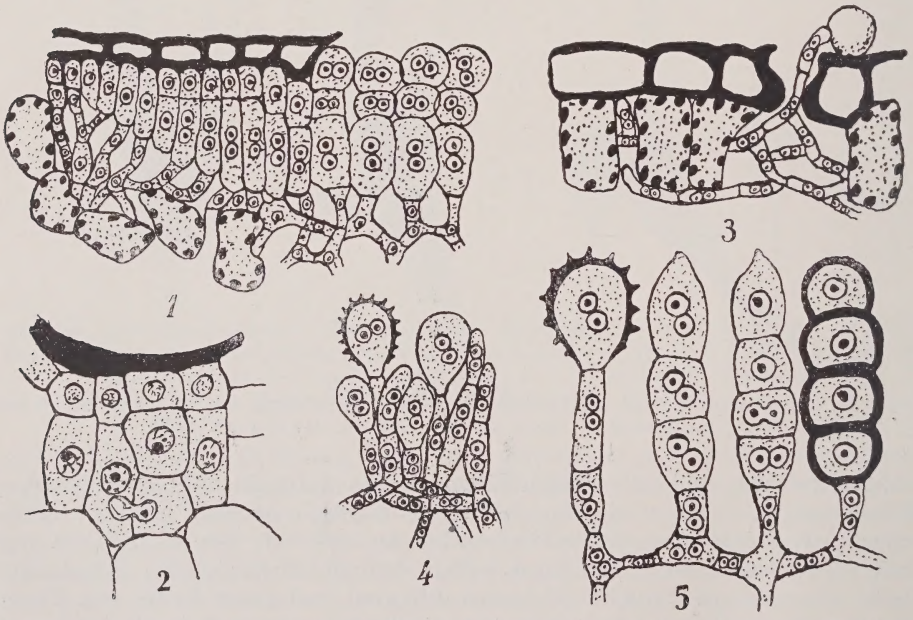


Abb. 61. Somatogamie und diploide Generation von *Phragmidium violaceum* (Uredinee). 1 und 2 Peripherer Teil einer jungen Caeoma; in der oberen Figur sind einige der fertilen Zellen bereits zweikernig, in der unteren sieht man, wie die fertilen durch seitliche Kopulation zweikernig werden. 3 Keimung einer Accidiospore. Die Hyphen dringen durch eine Spaltöffnung in das Blattgewebe ein. 4 Bildung von Uredosporen. 5 Junge (noch binukleäre) und alte (uninukleäre) Teleutosporen. Nach Blackman 1904.

handelt. Man kann drei Gruppen von Automixis unterscheiden: Pädogamie, Autogamie und Parthenogamie. Während die verschiedenen pädogamen Befruchtungen ohne weiteres den oben geschilderten Typen (Gametogamie, Gametangie, Somatogamie) eingereiht werden können, ist dies für die extrem-autogamen Befruchtungen nicht möglich, so daß eben eine gesonderte Darstellung notwendig erscheint.

α) Pädogamie

Pädogamie ist die Kopulation von Gameten, die von demselben Individuum gebildet werden, sei es, daß eine Elterzelle (Gamont, Gametangium) durch eine oder einige Zellteilungen Gameten (gleiche oder ungleiche) aus sich hervorgehen läßt, die dann direkt miteinander kopulieren, sei es, daß von demselben Individuum männliche und weibliche Geschlechtsorgane (Antheridien und Oogonien) gebildet

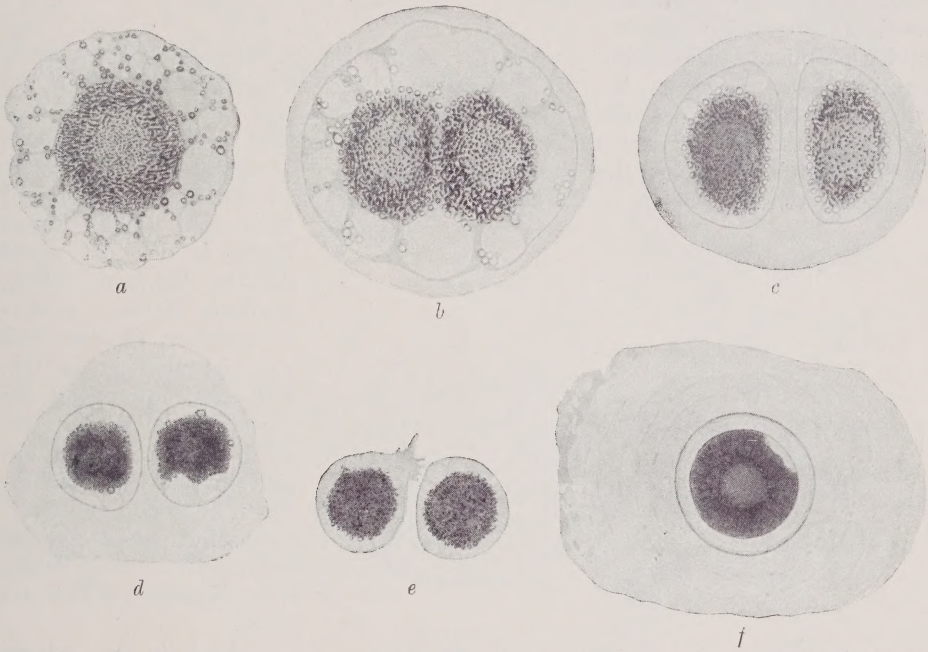


Abb. 62. Pädogamie bei *Actinophrys sol* (Heliozoe) nach dem Leben. *a* Erfolgte Rückbildung der Axopodien. *b*, *c* Teilung in zwei Tochtertiere (Gameten). *d* Die Gameten nach den Reifeteilungen. *e* Beginn der Kopulation. *f* Zygote. Vergr. etwa 480fach. Nach Bělař 1921 aus Doflein-Reichenow 1. 28.

werden, deren Produkte dann ihrerseits miteinander verschmelzen. Bei der Heliozoe *Actinophrys sol* ist der erste Fall verwirklicht. Ein einzelnes Tier zieht seine Axopodien ein und umgibt sich mit einer Schleimhülle. Nun erfolgt innerhalb derselben nach vorausgegangener normaler Kernteilung eine Teilung in zwei Tochterzellen, welche die noch unreifen, diploiden Gameten resp. Gametocyten darstellen (Abb. 62b, c). In jeder derselben spielen sich dann unter gleichzeitiger starker Verkleinerung des Protoplasmas rasch hintereinander zwei Reifeteilungen der Kerne (ohne Zellteilung) ab, und die nun reifen haploiden Gameten (d), die ja Geschwisterzellen sind, kopulieren hierauf miteinander und bilden eine mit einer Cystenmembran umgebene Zygote (Abb. 62e, f). Die Befruchtung des Ascomyceten *Pyronema* hat uns bereits mit einem Beispiel des zweiten Falls bekannt gemacht (s. Abb. 48 S. 52).

Die Gameten sind bei *Actinophrys* also die Abkömmlinge einer Zellteilung (die Kerne waren allerdings durch die Einschaltung der Reduktion durch zwei Teilungen entstanden). Bei *Pyronema* dagegen liegt zwischen den Kopulationsvorgängen eine verhältnismäßig große Anzahl von Kernteilungen.

Auch bei konjugaten Algen sind autogame Befruchtungsvorgänge seit langem bekannt. Neben den schon früher beschriebenen getrenntgeschlechtlichen Formen finden sich nämlich hier sehr häufig rein zwittrige Formen, bei denen zwei Nachbarzellen miteinander kopulieren. Die Pädogamie dieser Formen ist scheinbar ersten Grades, da jedoch jede Zelle im Verband des Fadens sich weiter teilt, so sind zwei benachbarte Zellen nicht notwendig direkte Schwesterzellen, sondern können gewissermaßen Geschwisterzellen 1., 2. Grades usw. sein. Nach Tröndle (1907) und Hemleben (1922) kopulieren in der Tat nicht direkte Schwesterzellen, sondern Zellen weiterverwandten Grades, und zwar ist vielfach die Geschlechtstrennung an die vorletzte Zellteilung geknüpft; denn es finden sich in dem geschlechtsreifen Zellfaden meist abwechselnd zwei weibliche und zwei männliche Zellen nebeneinander (Abb. 63 oben).

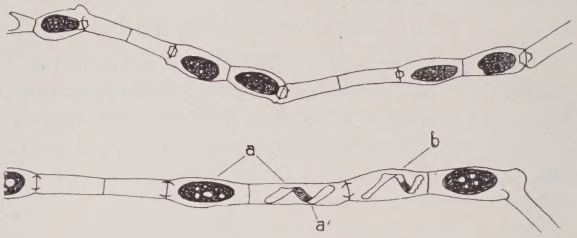


Abb. 63. Kopulation der monöcischen *Spirogyra spreeiana* (Konjugierte Alge). Nach Tröndle 1907.

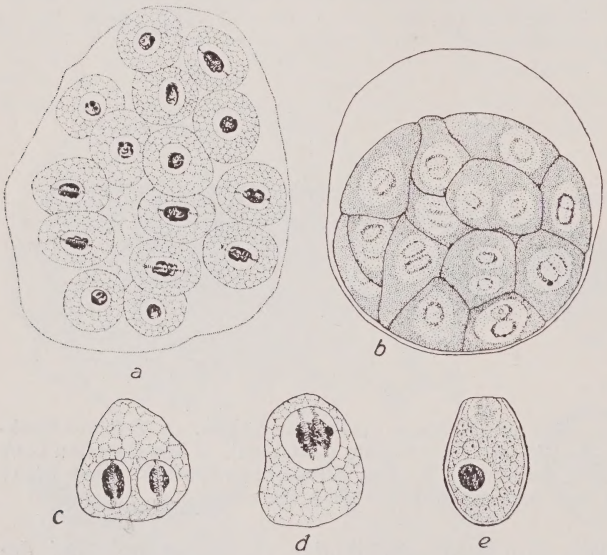


Abb. 64. Gametogonie, Befruchtung und Sporenbildung von *Haplosporidium limnodrili* Gran. (Haplosporid). *a* Fertige Gameten innerhalb der Elterncyste. *b* Cyste mit kopulierten Gameten (nach dem Leben). *c* Zygote mit unverschmolzenen. *d* Desgl. mit verschmolzenen, jedoch noch gonomeren Kernen. *e* Fertige einkernige Cystozygote. Vergr. *a*, *c*—*e* 1800-, *b* 900fach. Nach Granata 1914 aus Hartmann.

Auch in der Klasse der Amöbosporidien (am deutlichsten bei den Haplosporidien) finden sich Beispiele von pädogamer Befruchtung. Bei *Haplosporidium limnodrili* zerfällt der vielkernige Gamont, der in eine Cystenhülle eingeschlossen ist, in einkernige kleine Amöben, die hierauf paarweise kopulieren und direkt zu den Sporen werden (Abb. 64). Bei *Ichthyosporidium hertwigi* findet sich eine ähnliche pädogame Kopulation, doch wird hier die Karyogamie nicht ganz durchgeführt, sondern die zwei Gametenkerne bleiben, wenn auch in einer gemeinsamen Kernsaftzone eingeschlossen, getrennt und teilen sich als Dikaryen durch kon-

jugierte Mitosen mit folgender Zellteilung (Abb. 65 I). Erst diese beiden Tochterzellen werden zu den Sporoblasten und Sporen, und erst in der Spore vollzieht sich die Karyogamie (s. Abb. 66 von *J. giganteum*). In all diesen Fällen von Pädogamie kann die Geschlechtsverteilung nur eine phänotypische sein. Sie stellt sich im Verlauf einer einfachen Äquationsteilung ein. (Näheres darüber s. Bd. II E).

β) Autogamie

Autogamie ist die automiktische Befruchtung, sofern sie sich innerhalb einer einzigen ungeteilten Zelle abspielt, bei der also die Zellverschmelzung voll-

Abb. 65. I. Pädogame Isogamie von *Ichthyosporidium Hertwigi* Swarcz. (Haplosporid) *a* Bildung und Kopulation der Gameten innerhalb der Elterncyste (nur ein Teil derselben wiedergegeben). *b—d* Zygoten mit teilweiser Karyogamie (Bildung des Dicaryons). *e* Erste Teilung des gonomeren Dicaryons (Syncaryon). II. Autogamie von *Ichthyosporidium giganteum* Thélohan. *a* Verschmelzung der Gametenkerne innerhalb des Elternplasmodiums. *b* Abgrenzung von Zellen (Sporoblasten) um die Dicaryen (Zygoten). Vergr. I *a* ca. 1000-, *b—e* ca. 2400fach, II *a* u. *b* ca. 1800fach. Nach Swarczewsky 1914 aus Hartmann.

kommen wegfällt. Doch zeigt uns ein zweiter Vertreter der Gattung *Ichthyosporidium*, das *I. giganteum*, wie eine solche extreme Autogamie durch Rückbildung aus einer Pädogamie zustande kommen kann (Abb. 65 II). Hier unterbleibt nämlich die Plasmateilung in den Gamonten, und es legen sich einfach paarweise innerhalb der gleichen Elterzelle je zwei Gametenkerne aneinander und verschmelzen zu Dikaryen (Abb. 65 II). Wie bei der verwandten Form enthalten die Dikaryen getrennte Karyosome und werden durch konjugierte Mitosen weitergeteilt. Erst nach einigen Kernteilungen sondern sich dann um die Ab-

kömmlinge der primären Dikaryen Zellen ab, die zu den Sporoblasten werden (Abb. 65 II b). Ähnliche pädogame Autogamien finden sich bei Myxosporidien und vermutlich den Mikrosporidien fast ausschließlich. Auch bei Diatomeen sind einige Fälle bekannt geworden.

γ) Parthenogamie

Noch deutlicher, als die eben geschilderten pädogamen Autogamien, tragen die sog. Parthenogamien den Charakter einer Rückbildung. Als solche bezeichnet man einen extremen automiktischen Befruchtungsvorgang innerhalb einer ungeteilten Zelle, die den Charakter einer weiblichen Gamete (Ei) resp. eines weiblichen Gametangiums aufweist. Die ausgesprochensten Fälle sind bei Ascomyceten beschrieben worden, doch lassen sich auch gewisse Befruchtungsvorgänge bei Diatomeen, ja sogar bei tierischen Eiern in dieser Weise deuten.

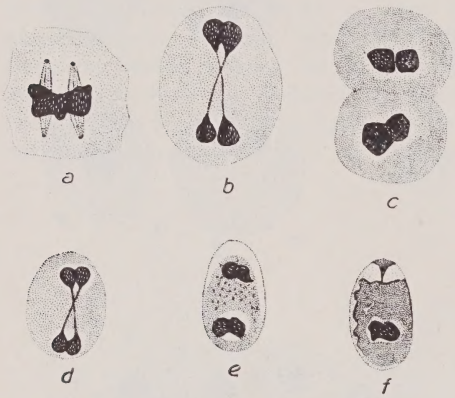


Abb. 66. *Ichthyosporidium giganteum* (Haplosporid). Sporenbildung. *a—c* Erste (konjugierte) Mitose. *d* Zweite metagame Teilung. *e, f* Ausbildung der Sporenhülle unter Zugrundegehen von zwei Kernen. Vergr. ca. 2250fach. Nach SWARCZEWSKY (1914) aus HARTMANN.

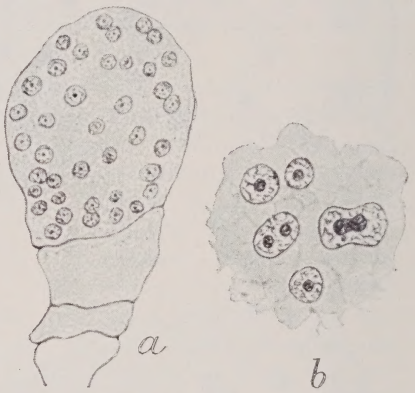


Abb. 67. Parthenogamie von *Humaria granulata* (Ascomycet). *a* Vielkerniges Oogon (Ascogon) im Schnitt. *b* Verschiedene Stadien der Verschmelzung je zweier Oogonkerne. Nach BLACKMAN und FRASER 1906, etwas schematisiert, aus HARTMANN 1908.

Bei Ascomyceten findet sich, wie oben geschildert, in der Regel eine anisogame Gametangienkopulation. Manche Formen, so z. B. *Lachnea stercorea*, bilden ein vielkerniges Oogon sowie ein Antheridium aus, doch gelangen die Kerne des Antheridiums nicht in das Ascogon. Als Ersatz für die ausbleibende normale Befruchtung verschmelzen nun hier die Ascogonkerne paarweise unter sich.

Noch einen Schritt weiter finden wir die Rückbildung bei *Humaria granulata* (Abb. 67). Dieser Discomycet ist durchaus antheridiumfrei, nur die Ascogone kommen zur Ausbildung und liefern regelmäßig ascogene Hyphen. In dem jugendlichen vielkernigen Ascogon verschmelzen jedoch zuvor die Kerne paarweise, also auch hier Parthenogamie.

Schließlich sei noch auf zwei Fälle unter Metazoen hingewiesen, die als Parthenogamie gedeutet werden können. Nach den Untersuchungen von BRAUER (1893) kommen bei der Parthenogenese von *Artemia salina bivalens* zwei Modifikationen vor. Entweder wird nur ein Richtungskörper ausgebildet und die Chromosomenreduktion unterbleibt. Das parthenogenetisch sich entwickelnde Ei ist in diesem Falle eine Oocyte zweiter Ordnung und besitzt die diploide Chromosomenzahl. Im anderen Falle werden zwei Richtungskörper gebildet, und die Chromo-

somenzahl wird reduziert. Dann verschmilzt das zweite Richtungskörperchen, also die Schwesterzelle, sofort wieder mit dem reifen Ei, und so kommt eine Eizelle mit doppelter Chromosomenzahl zustande (Abb. 68). Einen zweiten ähnlichen Fall hat neuerdings SEILER (1923) bei dem Schmetterling *Solenobia pineti* beschrieben. Hierin kann man einen automiktischen Befruchtungsvorgang erblicken, und zwar eine Parthenogamie. Auch hier tritt ganz deutlich die enge Beziehung zur Pädogamie zutage, da die kopulierenden Zellen, Reifei und zweiter Richtungskörper, Tochterzellen sind.

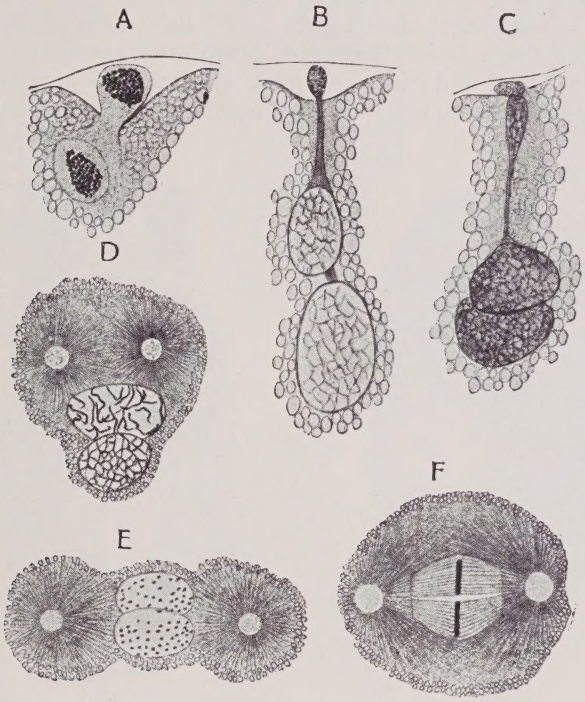


Abb. 68. *Artemia salina*. *A* Abschnürung des zweiten Richtungskörpers, der in *B* und *C* wieder in das Ei einbezogen wird. *D—F* Karyogamie und Bildung der gonomeren Furchungsspindel. Nach A. BRAUER 1893 aus KORSCHELT-HEIDER 1903.

d) Unvollständige Befruchtungsvorgänge
(Merospermie und Merogonie)

Die normale Eibefruchtung setzt sich aus zwei Einzelprozessen zusammen, einmal der Entwicklungserregung des teilungsunfähigen Eies durch Einführung des Spermiencentrosoms und dann der Verschmelzung des väterlichen und mütterlichen Kernes. Es gibt nun Befruchtungsvorgänge, bei denen der letzte Prozeß unterbleibt und der Spermakern eliminiert wird. Wir können einen solchen als eine unvollständige, partielle Befruchtung bezeichnen und mit dem Namen Merospermie (BĚLAŘ 1924) belegen, da nur ein Teil des Spermiums, sein Centrosom, an der Befruchtung und der daran folgenden Entwicklung beteiligt ist. Man hat diese Erscheinung zwar vielfach auch Pseudogamie benannt; doch ist es vorzuziehen, diesen vieldeutigen Ausdruck zu vermeiden. Merosperme Teilbefruchtungen können auch experimentell in verschiedener Weise erreicht werden, ebenso eine Teilbefruchtung, bei welcher der Kern des sich entwickelnden Keimes

ausschließlich vom Spermakern abstammt, also der Eikern fehlt. Diese letzte Erscheinung wird Merogonie (Boveri) genannt. Daß merosperme und merogone Befruchtungen nach Kreuzungen wesentlich andere Folgen haben, d. h. sich wie parthenogenetisch entwickelnde Eier verhalten, ist ohne weiteres ersichtlich (vgl. hierzu die weiteren Ausführungen bei Bělař Bd. I B).

Der Vorgang der Merospermie ist zuerst von E. Krüger (1912) und Paula Hertwig (1920) bei Nematoden beobachtet und von Bělař (1924) genauer verfolgt worden. Bei *Rhabditis monohystera* spielt sie sich in folgender Weise ab. Die Eier werden normal befruchtet; unbefruchtete Eier sind nicht entwicklungsfähig. Die Eireifung verläuft jedoch wie bei einem parthenogenetischen Ei: der Eikern macht nur eine Reifungsteilung durch. Dabei wird die Chromosomenzahl zwar zuerst reduziert, nachher aber wieder auf 2n aufreguliert. (Näheres bei Bělař I B S. 162.) Der eingedrungene Spermakern mit seinem

Abb. 69. *Rhabditis monohystera* (Nematode). Entwicklung des parthenogenetischen Eies. Der ovale schwarze Körper im unteren Teil der Abbildung *a* ist der chromatische Teil des eingedrungenen Samenkörpers *(sp)*. *b* Der Eikern in Prophase zwischen geteilten Spermazentren. *rk* Richtungskörper. Vergr. 1000fach. Nach Bělař (1924).

Centrosom, welch letzteres zunächst, solange keine Strahlung ausgebildet ist, nicht sichtbar ist, liegt am unteren Eipol, während der reife diploide Eikern ungefähr in der Mitte des Eies sich befindet (Abb. 69, 70). Der Eikern wird nun durch die Strömungen des Protoplasmas an den hinteren Eipol befördert, in dem sich das Spermacentriol inzwischen geteilt hat, Strahlungen aber erst dann auftreten, wenn der Eikern zwischen die Teilprodukte des Spermazentrums gerückt ist (Abb. 69b, 70). Jetzt wandert der Eikern, indem er gleichzeitig sich in die erste Furchungsspindel umwandelt, in die Eimitte zurück, während der Spermakern, ohne sich aufzublähen, in dem Protoplasma liegen bleibt. Wenn man die reifen Eier eine Zeitlang unter Sauerstoffabschluß hält, dann bleibt der Eikern in der Eimitte liegen, während das Spermacentrosom unter Ausbildung von Polstrahlungen sich normal teilt (Abb. 70). Man kann sich in diesem Falle mit aller Deutlichkeit davon überzeugen, daß die Centrosomen des später an den Eipol wandernden Eikernes allein von dem Spermacentrosom abstammen (Abb. 70).

Der im Plasma liegen gebliebene Spermakern wird resorbiert und bleibt bei der Befruchtung unbeteiligt. Bei der hier beschriebenen Merospermie beteiligt sich also nur das Spermacentrosom, der Spermakern geht zugrunde. Die Teilungs-

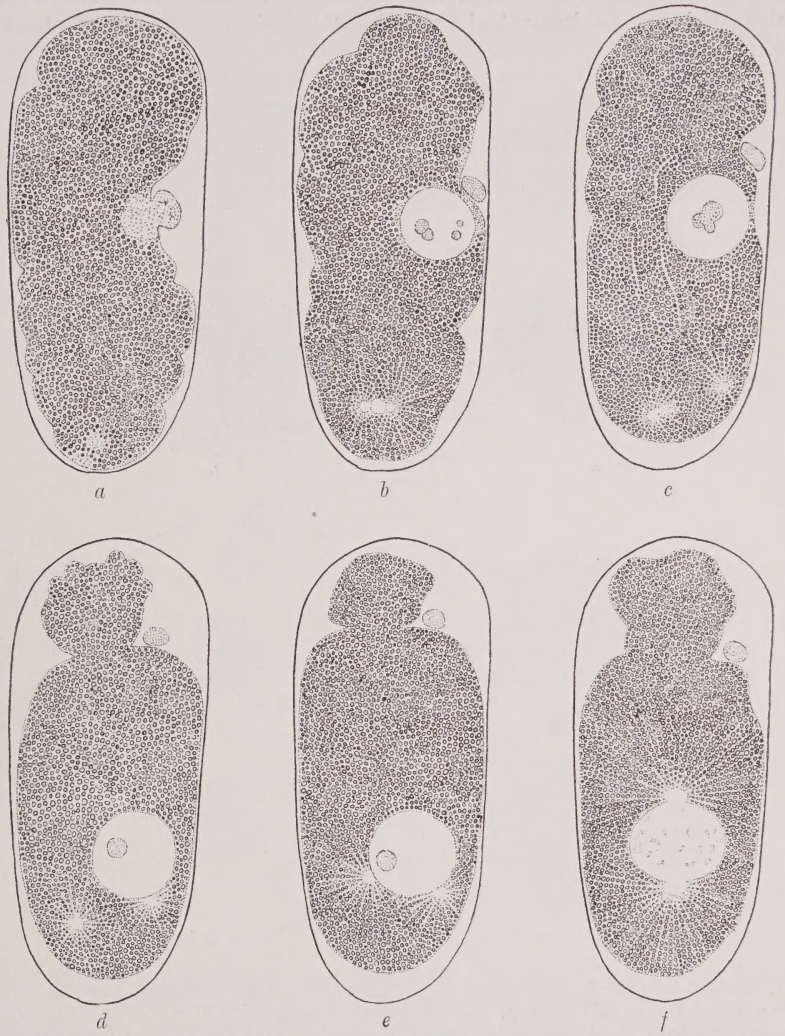


Abb. 70. *Rhabditis monohystera* (Nematode). Merosperme Befruchtung eines Eies, welches unter Sauerstoffabschluß (der die Wanderung des Eikerns verzögert) beobachtet wurde (nach dem Leben).
a Telophase der Eireifungsteilung. *b* Teilung der Astrosphäre des Spermiums (in ihrer Nähe liegt der hier unsichtbare Spermakern) *c*, *d* Der Eikern wandert auf die Astrosphären zu. *e*, *f* Frühe und späte Prophase der ersten Furchungsteilung. Vergr. etwa 1000fach. Nach Bělař 1924.

figur des merospermen Eies stammt wie bei der normalen Befruchtung vom Spermacentrosom, die Chromosomen dagegen allein vom Eikern.

Außer der normalen physiologischen Merospermie, die bisher nur bei Nematoden beobachtet wurde, ist in einer Reihe von Fällen auch eine experimentelle Merospermie festgestellt worden. So konnten G. und P. Hertwig (1911) bei See-

igel- und Amphibieneiern in der Weise experimentell eine Merospermie erzeugen, daß sie vor der Besamung die Samenfäden durch eine Bestrahlung mit Radium schädigten. Die Schädigung macht sich zunächst am Plasma noch nicht bemerkbar und die mit Radium behandelten Spermien vollziehen die Befruchtung in normaler Weise. Es kommt durch die Tätigkeit des Spermacentrosoms zu

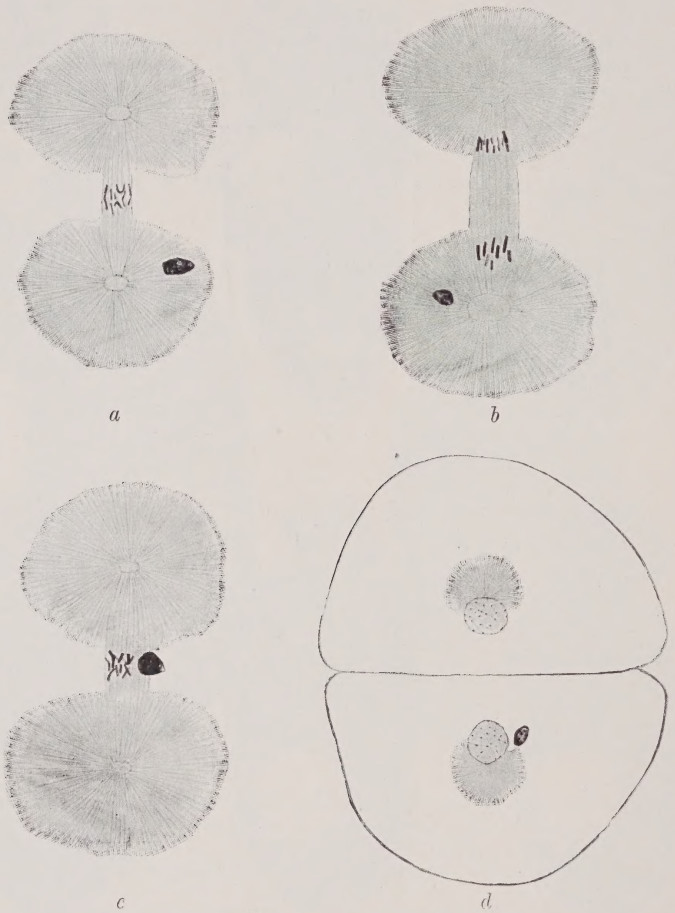


Abb. 71. Seeigeleier (bei *A*—*C* sind nur die Spindeln und Polstrahlungen gezeichnet) 1 Stunde nach der Befruchtung mit Samen, der 12 Stunden lang mit einem Mesothorium-Präparat, Stärke 55 mg reines Radiumbromid, bestrahlt wurde. Der Samenkern beteiligt sich nicht an der Mitose, sondern liegt als kompakte Masse in den Teilungsfiguren *A* und *B* abseits von der Spindel im Bereich der einen Strahlung, in *C* neben den mütterlichen Chromosomen in der Mitte der Spindel. Die mütterlichen Chromosomen befinden sich in *A* und *C* in der Äquatorialplatte, in *B* sind sie nach den beiden Spindelpolen auseinander gewichen. In *D* ein Ei derselben Versuchsreihe, 1¼ Stunde nach der Befruchtung. Der radiumbestrahlte Spermakern ist bei der Furchung nur in eine der beiden Blastomeren zu liegen gekommen. Nach G. Hertwig 1911 aus O. Hertwig.

einer normalen Furchungsspindel und auch der Eikern bildet in normaler Weise Chromosomen. Der Spermakern vergrößert sich zwar etwas, gelangt aber nicht zur Verschmelzung mit dem Eikern, sondern bleibt etwas abseits von der Spindel liegen, und wird bei der Teilung einer der Tochterzellen zugeteilt (Abb. 71). Wenn die Radiumschädigung stark genug war, so geht der eliminierte Sperma-

kern allmählich völlig zugrunde, und es entwickelt sich eine haploide Seeigellarve. Bei geringerer Schädigung kann ein Teil der Chromosomen des Spermakerns sich erholen und später an der weiteren Entwicklung der Blastomere teilnehmen. Das gleiche Resultat brachten ähnliche Versuche an Amphibien (S. Artikel P. Hertwig Bd. III C. Vgl. auch Bělař I B S. 287 [Partielle Thelykaryose].)

In ganz anderer Weise haben Godlewski (1906), Kupelwieser (1912) und J. Loeb (1912) merosperme Befruchtung erhalten, indem sie Seeigeleier mit dem Sperma anderer Tiergruppen, so von Mollusken und Würmern, besamten. Hier entwickelten sich Larven von rein mütterlichem Charakter und die genaue cyto-

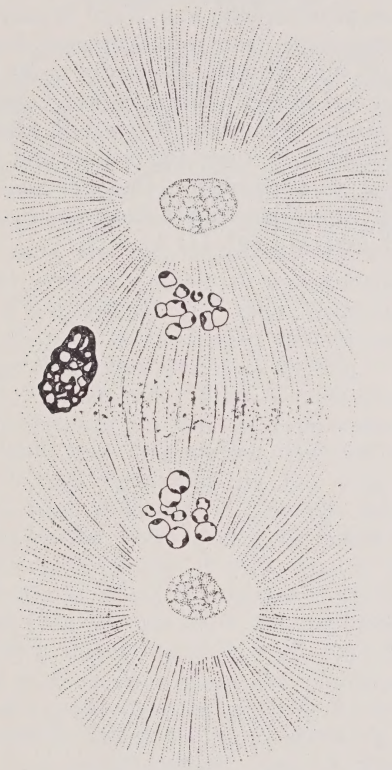


Abb. 72. Erste Furchungsteilung von Eiern von *Echinus* (Seeigel), die mit Sperma des Anneliden *Anduinia* befruchtet wurden.
Telophase, der Spermakern links am Rande der Spindel. Vergr. 1200fach.
Nach Kupelwieser 1912 aus Hartmann 1927.

logische Untersuchung von Kupelwieser ergab, daß das eingedrungene fremde Spermium durch Teilung seines Centrosoms eine normale Furchungsspindel liefert, und daß auch der Eikern in normaler Weise seine Chromosomen ausbildete. Der Samenkern nimmt dagegen (wie in den oben berichteten Versuchen an mit Radium behandelten Spermien) nicht an der Furchungsmitose teil, sondern bleibt wie ein Fremdkörper seitlich liegen und wird allmählich resorbiert (Abb. 72). Es liegt also auch hier eine echte Merospermie vor. Es handelt sich in diesen Fällen nicht, wie oft behauptet worden ist, um die Auslösung einer künstlichen Parthenogenese mit anderen Methoden als die chemischen und traumatischen, sondern wie bei einer echten Befruchtung liefert das Spermium den Teilungsapparat

des sich furchenden Eies, nur sein Kern wird eliminiert. Da also wenigstens einer der Teilvorgänge einer normalen Metazoenbefruchtung, die Entwicklungserregung, durch das eingeführte Spermacentrosom verwirklicht ist, so handelt es sich um eine partielle Befruchtung, nämlich eine Merospermie. Nur in erblicher Hinsicht stimmt die Merospermie mit einer haploiden Parthenogenese überein. Bei der Merospermie stammt der Kern des sich entwickelnden Keimes wie bei der Parthenogenese ausschließlich vom Ei ab.

Es gibt nun noch eine andere unvollständige Befruchtung, bei der umgekehrt sämtliche Kerne von dem befruchtenden Samenkern abstammen, die Merogonie. Dieser Vorgang läßt sich natürlich nur künstlich herbeiführen, und zwar in der Weise, daß man kernlose Bruchstücke von Eiern besamt. Wenn man nämlich Seeigeleier in einem Reagenzgläschen mit Seewasser kräftig schüttelt, so zerfallen die Eier in größere und kleinere Teile, die meist kernlos sind. Da sich diese Eistücke abrunden und längere Zeit noch am Leben bleiben, so lassen sie sich durch Zusatz von Samen befruchten (O. und R. Hertwig). Boveri (1889) hat solche Eibruchstücke nach Befruchtung isoliert und aus ihnen normale, nur entsprechend kleinere Larven aufgezogen. Diese Versuche wurden nicht nur an Seeigeln, sondern auch an Anneliden- und Molluskeneiern vorgenommen. (Näheres bei Bělař Bd. I B und Schleip Bd. III A).

III. Die Erscheinungen des Generations- und Kernphasenwechsels

Viele Organismen, Tiere wie Pflanzen, haben nicht nur eine Art der Fortpflanzung, sondern mehrere, die vielfach auch an morphologisch verschieden ausgebildeten Individuen sich abspielen und sich in mehr oder minder regelmäßiger, festgelegter Weise wiederholen. Wenn der ganze Entwicklungszyklus eines Organismus aus mehreren, verschieden sich fortpflanzenden Generationen besteht, spricht man von einem Generationswechsel. Vom genetischen Standpunkt aus ist es nun von größter Wichtigkeit zu wissen, auf welchem Wege der betreffende Organismus oder das betreffende Entwicklungsstadium, dessen Erblichkeit geprüft wird, erzeugt worden ist, ungeschlechtlich durch Agameten, geschlechtlich (durch Fremdbefruchtung oder Selbstbefruchtung), parthenogenetisch, vegetativ. Es muß zur richtigen Beurteilung der Vererbung stets der ganze Entwicklungszyklus berücksichtigt werden.

Aber nicht nur die Formen mit echtem Generationswechsel beanspruchen vom Standpunkt der Vererbung ein besonderes Interesse und eine eingehende Betrachtung, sondern auch jene Organismen, die sich nur geschlechtlich vermehren, müssen vom Vererbungsstandpunkt aus eine sehr verschiedenartige Beurteilung erfahren, je nach dem Ort, an dem die Reduktion stattfindet, ob bei der Gametenbildung vor der Befruchtung oder nach der Befruchtung in der Zygote. Die Art des Kernphasenwechsels, wie der durch Befruchtung und Reduktion unbedingt bewirkte Wechsel zwischen diploider und haploider Phase bezeichnet wird (Buder 1916, Kylin 1916, Renner 1916), in ihrer Bedeutung für die Vererbung verdient daher ebenfalls noch eine besondere Betrachtung. Da die Reduktion aber auch an eine agame Fortpflanzung geknüpft sein kann, und in diesem Fall der Kernphasenwechsel mit einem echten Generationswechsel kombiniert ist (intermediäre Reduktion nach Wilson), so soll dieser letztere, der sog. antithetische Generationswechsel, erst im Zusammenhang mit dem Kernphasenwechsel eingehender behandelt werden.

a) Generationswechsel

„Als Generationswechsel bezeichnet man ganz allgemein jede periodische oder auch unregelmäßige Aufeinanderfolge zwischen einer geschlechtlich sich fortpflanzenden Generation und einer oder mehreren ungeschlechtlichen, gleichgültig, ob die ungeschlechtliche Vermehrung durch ungeschlechtliche Einzelzellen (Sporen), unbefruchtete Eier oder vielzellige, vegetative Fortpflanzungskörper erfolgt, gleichgültig auch, ob die sich verschieden vermehrenden Generationen morphologisch verschieden sind oder nicht.“ Als Generation darf dabei nicht eine Keimzelle an sich schon angesprochen werden, wie es einige Botaniker (vgl. z. B. Claussen 1915) in neuerer Zeit getan haben, denn zu dem Begriff Generation gehört, daß die Keimzelle eine, wenn auch unbedeutende, vegetative Individualentwicklung durchmacht, die mit einem neuen Fortpflanzungsakt

abschließt. Ein Generationswechsel, das ergibt sich aus der Definition, ist nur möglich, wenn eine besondere geschlechtliche Fortpflanzung zur Ausbildung gelangt ist. Ein Befruchtungsvorgang an sich genügt dazu noch nicht. Der Befruchtung muß vielmehr eine besondere Geschlechtszellen bildende Generation vorausgehen (s. hierzu Kap. „Befruchtung").

Entsprechend den oben besprochenen verschiedenartigen Modifikationen der Fortpflanzung gibt es dann verschiedene Arten von Generationswechsel, und wir können vor allem zwei Typen unterscheiden: einen primären Generationswechsel, d. i. einen Wechsel zwischen einer geschlechtlichen Generation und einer, die sich durch ungeschlechtliche Einzelzellen, Agameten, fortpflanzt (Hartmann 1904). Wenn dagegen eine sekundär erworbene ungeschlechtliche Fortpflanzung (das kann entweder eine vegetative Propagation im oben gekennzeichneten Sinne oder eine Parthenogenese, also eine rückgebildete geschlechtliche Fortpflanzung sein) mit einer normalen Geschlechtsgeneration abwechselt, dann spricht man von einem sekundären Generationswechsel und bezeichnet den Wechsel zwischen einer Geschlechtsgeneration und einer vegetativen als Metagenesis, den zwischen einer Geschlechtsgeneration und Parthenogenese als Heterogonie.

Auch beim primären Generationswechsel können wir zwei Arten unterscheiden, je nachdem der Generationswechsel mit einem Kernphasenwechsel verbunden ist oder nicht. Bei zygotischer Reduktion haben alle vegetativen Individuen, auch wenn sie sich ungeschlechtlich fortpflanzen, die einfache (haploide) Chromosomenzahl, es sind sog. Haplobionten oder Haplonten. Reine Haplonten sind viele Algen, Pilze, und unter den Protozoen die Coccidien und Gregarinen. Bei den vielzelligen Tieren, aber auch schon bei vielen Protozoen (Rhizopoden, Infusorien) und gewissen Algen (Diatomeen, Fucaceen) findet die Reduktionsteilung erst bei den letzten Gametenteilungen einer Geschlechtsgeneration statt. Alle vegetativen Formen, ungeschlechtliche wie geschlechtliche, sind hier diploid, es sind Diplonten (gametische Reduktion nach Wilson). Von den Haplonten ist nur eine Zelle, die Zygote, diploid, bei den Diplonten nur eine, die Gamete, haploid. Es gibt hier keine diploide oder haploide Generation und somit keinen Generationswechsel zwischen einer agamen diploiden und einer gametischen haploiden Generation, sondern nur einen Kernphasenwechsel (entweder in der Zygote oder bei der Gametenreifung). Wenn bei Haplonten oder Diplonten ein primärer Generationswechsel vorkommt, indem innerhalb einer Haplophase (oder Diplophase) ungeschlechtliche haploide (resp. diploide) Generationen mit einer geschlechtlichen haploiden abwechseln, so nennt man diesen Generationswechsel homologen Generationswechsel.

Bei der weitaus größten Zahl von pflanzlichen Organismen, von gewissen Algengruppen an aufwärts, bei Moosen, Farnen und Blütenpflanzen ist nun die Reduktionsteilung an eine agame Cytogonie zwischen zwei Befruchtungsvorgängen gebunden (intermediäre oder sporogonische Reduktion nach Wilson). Hier ist also ein Generationswechsel mit einem Kernphasenwechsel aufs engste verknüpft. Aus der Zygote geht eine ungeschlechtliche diploide Generation hervor (in der Regel als Sporophyt bezeichnet), die sich durch Agamogonie fortpflanzt. Die so entstandenen Sporen sind, weil bei ihrer Bildung die Reduktion stattfindet, haploide Gonosporen und lassen nun eine haploide Geschlechtsgeneration, den Gametophyten, entstehen, der die Geschlechtszellen bildet. Man nennt diesen Generationswechsel den antithetischen Generationswechsel, im Gegensatz zu dem homologen Generationswechsel (Bower, F. O. 1890, Chamberlain 1905, Hartmann, M. 1914).

1. Primärer Generationswechsel

α) Homologer Generationswechsel

Fast überall da, wo bei Protozoen und Thallophyten eine eigentliche geschlechtliche Fortpflanzung, eine Gamogonie, zur Ausbildung gelangt ist, gibt es auch einen (zu mindest fakultativen) primären Generationswechsel, da in fast all diesen Fällen die asexuelle Vermehrung unbehindert daneben weiterbestehen bleibt. Dabei ist es völlig gleichgültig, ob es sich um reine Haplonten oder reine Diplonten handelt. Dieser primäre homologe Generationswechsel ist zunächst vollkommen fakultativ, d. h. die Bildung der Geschlechtsgeneration läßt sich in der Regel durch besondere äußere Bedingungen jederzeit auslösen oder aber völlig ausschalten dadurch, daß man die Milieubedingungen möglichst konstant hält, so daß die wirksamen Bedingungen nicht auftreten. Andererseits gelingt es aber auch bei einigen Formen, die agamen Generationen völlig auszuschalten und die aus der Zygote sich entwickelnde Generation sofort wiederum zur geschlechtlichen Fortpflanzung zu zwingen. Die sich verschieden fortpflanzenden Generationen können morphologisch gleich oder verschieden sein.

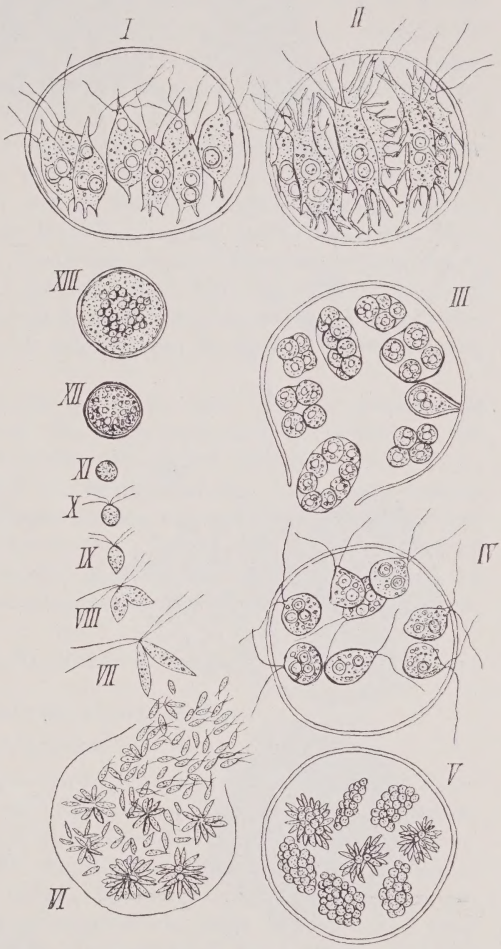


Abb. 73. Zeugungskreis von *Stephanosphaera pulvialis* Cohn (Volvocale). I—III Agamogonie. IV—VI Gamogonie. VII—XI Kopulation. XII bis XIII Wachstum der Zygote. Im Anschluß an Hieronymus 1887 aus Hartmann 1904.

Als Beispiel eines solchen rein fakultativen, homologen Generationswechsels sei der des Haplonten *Stephanosphaera* (Abb. 73), einer Volvocinee, hier geschildert. Aus der Zygote [XII, XIII], in der die Reduktion stattfindet, entsteht zunächst eine junge *Stephanosphaera*-Kolonie (haploid [I]). Dieselbe pflanzt sich nun in der Regel vielmals hintereinander durch agame Cytogonie fort [III]. Unter gewissen Bedingungen hört diese auf, und die Vermehrung vollzieht sich nun durch Bildung von Gameten, die paarweise miteinander kopulieren und dann wiederum die Zygote bilden [IV—XII]. Solch ein rein fakultativer homologer Generationswechsel findet sich aber auch bei Diplonten, z. B. bei den Sonnentierchen *Actinophrys* und *Actinosphaerium*.

Für Protozoen, wie Foraminiferen und Sporozoen erscheint dagegen der Generationswechsel im wesentlichen festgelegt. Er ist nicht mehr fakultativ,

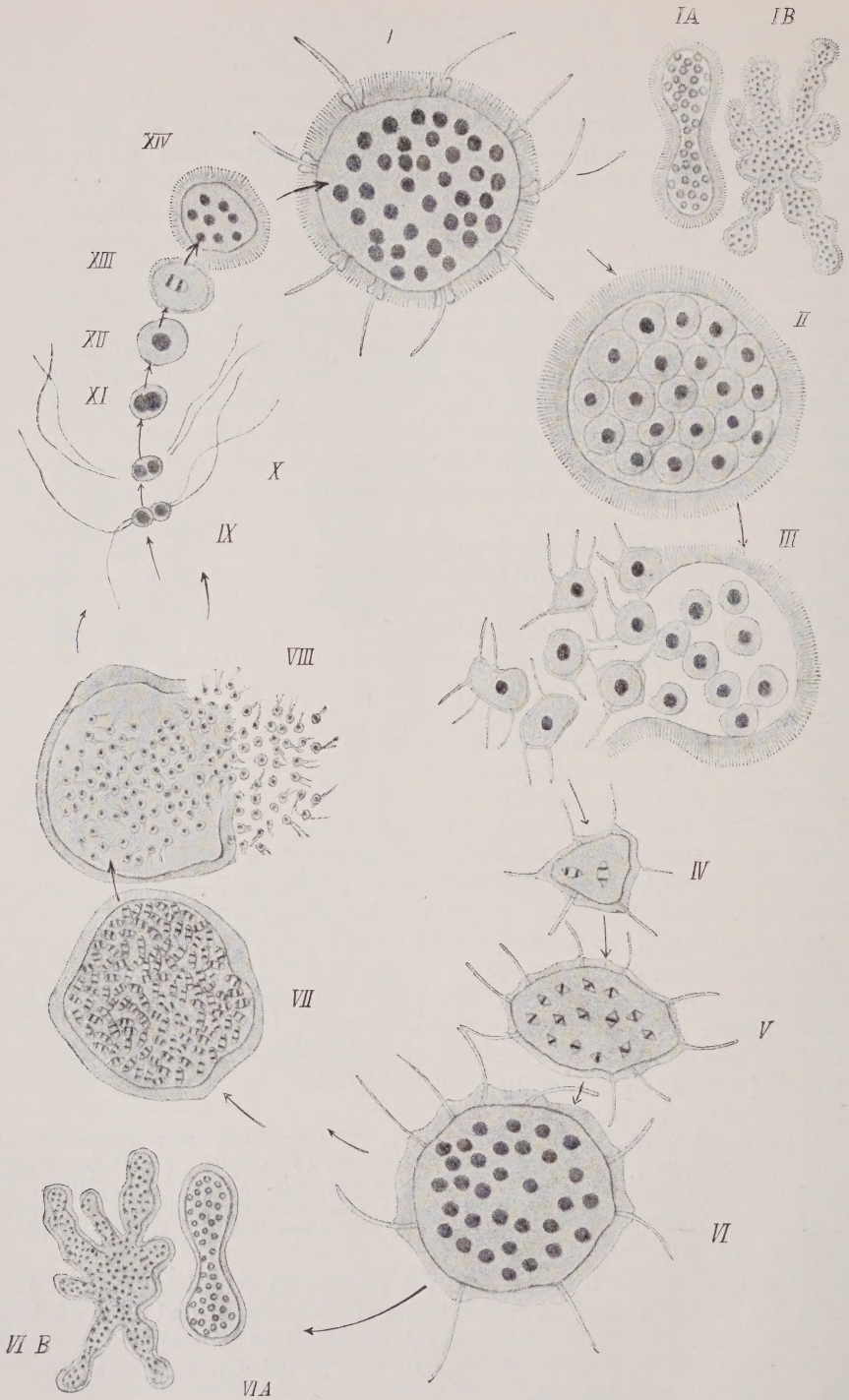


Abb. 74. Zeugungskreis von *Trichosphaerium Sieboldi* (Rhizopod). In schematischer Darstellung. Erklärung im Text. IA und IB, IIA und VIB vegetative Vermehrung des Agamonten und Gamonten. Nach Schaudinn 1899 aus A. Lang.

sondern normalerweise obligatorisch und außerdem mit mehr oder minder weitgehenden morphologischen Änderungen der Individuen, wie ihrer Fortpflanzung verbunden. So pflanzt sich nach Schaudinn bei *Trichosphaerium sieboldi* (Abb. 74) die aus der Zygote entstehende, durch einen Stäbchenbesatz ausgezeichnete ungeschlechtliche Form (Agamont) durch amöboide Agameten fort [I—III], die sich in der Regel zu gametenliefernden Geschlechtsformen entwickeln [IV bis VIII]. Durch die Kopulation der geißeltragenden Gameten entsteht wieder die Zygote [IX—XIII], worauf der Kreislauf von neuem beginnt. Sowohl die ungeschlechtliche wie die Geschlechtsform kann sich daneben gleichzeitig vegetativ durch Plasmotomie (und zwar Teilung und Knospung vielkerniger Plasmastücke) vermehren (Abb. 74 IA, IB und VIA, VIB).

Als streng obligatorisch gilt der Generationswechsel der Sporozoen. Hier hat sich außerdem bei den Coccidien und Gregarinen noch eine weitere, besondere agame Generation ausgebildet, indem die erste aus der Zygote hervorgegangene agame Generation, die meist der Übertragung auf den anderen Wirt dient, besondere Form und besondere Fortpflanzungsverhältnisse angenommen hat. Die erste agame Generation wird als Sporogonie bezeichnet, die folgenden als Schizogonien. Nur der Generationswechsel der Gregarinen ist aber wirklich als streng obligatorisch zu betrachten, für alle übrigen Sporozoen ist es dagegen fraglich.

Prinzipiell die gleichen Verhältnisse bezüglich des Generationswechsels finden sich auch bei den Thallophyten. Im Gegensatz zum Formwechsel der Foraminiferen und Sporozoen ist die Generationsfolge bei Grünalgen und Oomyceten meist vollkommen fakultativ und im weitgehendsten Maße von Außenbedingungen abhängig. Da beim homologen Generationswechsel die aufeinanderfolgenden Generationen von einer geschlechtlichen zur anderen stets denselben unveränderten Chromosomensatz (entweder haploid oder diploid) besitzen, so verhalten sich normalerweise alle Generationen eines Entwicklungszyklus in erblicher Hinsicht gleich.

Über den antithetischen primären Generationswechsel s. unten S. 84.

2. Sekundärer Generationswechsel

α) Metagenesis

Als sekundärer Generationswechsel wird jene Art von zyklischer Fortpflanzung bezeichnet, bei der eine geschlechtlich sich fortpflanzende Generation mit ungeschlechtlichen abwechselt, welch letzte aber keine primäre Zellfortpflanzung, sondern eine sekundär erworbene, ungeschlechtliche Vermehrung zeigen. Letztere ist, wie wir früher gesehen haben, entweder eine rückgebildete geschlechtliche Fortpflanzung, also Parthenogenesis oder Apogamie, oder eine sekundär erworbene ungeschlechtliche, vegetative Vermehrung. Die erste Art des sekundären Generationswechsels wird als Heterogonie, die letzte als Metagenesis bezeichnet. Überall dort, wo im Tierreich vegetative Vermehrung durch Teilung, Knospung usw. angetroffen wird, findet sich auch die Möglichkeit einer Metagenesis. Die vegetative Vermehrung kann zwar die einzige Fortpflanzungsform eines Organismus sein, wie es für gewisse Pflanzen und Metazoen sicher nachgewiesen ist; in der Regel folgt aber (ausgelöst durch veränderte Außenbedingungen), auf eine größere oder geringere Anzahl von vegetativen Fortpflanzungsweisen wieder eine geschlechtliche Generation. Metagenesis wird bei vielen Pflanzen sowie unter Tieren bei Cölenteraten, Würmern, Bryozoen und Tunicaten angetroffen.

Da die erbliche Konstitution durch diese Vermehrungsvorgänge keinerlei Änderungen erfährt, erübrigt sich hier eine genaue Beschreibung dieser Vorgänge.

β) Heterogonie

Wie durch die vegetative Vermehrung ist auch mit der Ausbildung einer Parthenogenesis im Tier- und Pflanzenreich die Möglichkeit eines sekundären Generationswechsels gegeben. Doch kommt hier nicht nur bei parthenogenetischen Pflanzen, bei denen das die Regel ist, sondern auch bei parthenogenetischen Tieren nicht so selten der Fall vor, daß mit dem Erwerb dieser sekundären, eingeschlechtlichen Vermehrungsart zugleich die zweigeschlechtliche Fortpflanzung völlig in Wegfall gekommen ist (s. S. 24). Vielfach ist aber auch mit der Ausbildung einer parthenogenetischen Vermehrungsform zugleich ein Wechsel mit normaler geschlechtlicher Fortpflanzung verbunden, somit kommt es zu einem Generationswechsel, einer Heterogonie. Während im einfachsten Falle zwischen den normal sexuellen Generationen und dem parthenogenetischen Weibchen im Bau und der ganzen Organisation keine Unterschiede vorhanden sind, hat sich bei einer Reihe von Tiergruppen, speziell Insekten, mit der Ausbildung der parthenogenetischen Vermehrung zugleich eine weitgehende Veränderung in Bau und Lebensweise der parthenogenetischen Weibchen, manchmal auch der bisexuellen Geschlechtsformen, herausgebildet. Diese Unterschiede können zunächst nur gering sein, z. B. nur in kleineren und größeren Veränderungen des Genitalapparates bestehen, die im Zusammenhang stehen mit dem Ausfall der Begattung (z. B. Cladoceren). Es kann aber auch die ganze Organisation und Lebensweise tiefgreifende Veränderung erfahren. Am ausgesprochensten finden wir dies bei Gallwespen und Blattläusen.

So außerordentlich verschieden die aufeinanderfolgenden Generationen bei der Heterogonie auch morphologisch sein können, so ist ihr Genotypus, ihre erbliche Konstitution, doch immer dieselbe, sofern es sich um diploide Parthenogenesis handelt. Nur in jenen seltenen Fällen, in denen zwar die Reduktion bei der Eireifung durchgeführt wird, trotzdem der sich entwickelnde Organismus aber dadurch diploid wird, daß Eikern und Reduktionskern miteinander verschmelzen *(Artemia salina)*, könnte in erblicher Hinsicht eine Änderung des Genotypus im Gefolge einer diploid-parthenogenetischen Fortpflanzung auftreten. Ein solches parthenogenetisches Weibchen würde sich bei Heterozygotie der F_1-Mutter wie ein F_2-Weibchen bei einer normalen Bastardierung verhalten. Bastardierungen derartiger Formen liegen jedoch bisher nicht vor.

Nun gibt es aber auch eine diploide Parthenogenese von ursprünglich haploiden reduzierten Eiern, deren Diploidie durch Verschmelzen zweier Furchungszellen oder -Kerne zustandegekommen ist. Auch bei dieser diploiden Parthenogenese kann natürlich, da vorher Reduktion stattgefunden hat, eine Veränderung der genotypischen Konstitution erfolgen. Da aber durch die nachträgliche Verschmelzung zweier Furchungskerne, die ja von demselben haploiden Eikern abstammen, genotypisch sich nichts mehr ändern kann, so müssen sich solche diploiden Organismen bei Bastardierung der Eltern wie Haplophasen einer F_1-Generation verhalten, was sonst nur bei haploid-parthenogenetischen Tieren der Fall ist. Haploide Parthenogenese findet sich, wie früher erwähnt, nur bei den parthenogenetisch entstandenen Männchen von Hymenopteren, Rotatorien und gewissen Milben.

Während bei der haploiden Parthenogenese diploider Organismen nach Bastardierung eine Aufspaltung oder eine Änderung des Genotypus erfolgt (s. Näheres bei Bělař Bd. I B), ist dies nicht der Fall, wenn haploide Gameten solcher Organismen, bei denen die Geschlechtsformen (oder aber, falls es sich um rein haploide Organismen handelt, alle Generationen) haploid sind (Algen, Pilze, Gametophyten von Moosen), sich parthenogenetisch entwickeln. Auch hier kann, da die Reduktion bereits in der Zygote bei der Sporenbildung vor

sich geht, an der erblichen Konstitution gegenüber der Elterform nichts geändert werden. Hier ist die haploide Parthenogenese in erblicher Hinsicht so belanglos wie die diploide Parthenogenese diploider Tiere.

b) Kernphasenwechsel und antithetischer Generationswechsel

Als Kernphasenwechsel bezeichnet man den mit jeglicher Befruchtung, also mit jeder geschlechtlichen Fortpflanzung unbedingt verbundenen doppelten Wechsel von einer haploiden zu einer diploiden und von der diploiden wiederum zur haploiden Zell- resp. Kernphase. Durch die Vereinigung (normalerweise) haploider Gameten resultiert der diploide Zustand, der dann wieder früher oder später zu dem haploiden zurückgeführt werden muß. Auch wenn den betreffenden Organismen nur eine geschlechtliche Fortpflanzung und somit kein Generationswechsel zukommt, muß an irgendeiner Stelle des Entwicklungsverlaufes der Übergang von der diploiden zur haploiden Phase erfolgen, was, wie wir sahen, durch die Reduktionsteilung geschieht. Bei Fehlen eines Generationswechsels erfolgt dieser Übergang, die Reduktion, entweder sofort in der Zygote oder bei der Gametenbildung. Im ersten Fall handelt es sich um einen reinen haploiden Organismus, Haplonten, im letzteren Fall um einen diploiden, Diplonten. Er kann aber auch, wie schon mehrfach hervorgehoben, bei Formen, die einen Generationswechsel besitzen, an eine agame Fortpflanzung geknüpft sein, Sporen- oder intermediäre Reduktion. Im letzteren Falle liegt dann der antithetische Generationswechsel vor. Je nachdem zygotischer, gametischer oder intermediärer Kernphasenwechsel vorliegt, kann man dementsprechend Haplonten, Diplonten und Diplohaplonten unterscheiden.

1. Gametischer Kernphasenwechsel. Diplonten

Metazoen und Blütenpflanzen kommt in der Regel nur eine Art der Fortpflanzung, die geschlechtliche zu. Die bei manchen Tiergruppen (Schwämmen, Hydroidpolypen, Anneliden, Tunicaten usw.) und vielen Pflanzen vorkommende vegetative Vermehrung durch vielzellige Fortpflanzungskörper (wie Brutzwiebeln, Knollen, Wurzelausläufer, resp. Teilung, Knospung, Stolonisation usw.) ist für die Vererbung gleichgültig, da hierbei der Genbestand keine Veränderung erfährt. All dieses Fortpflanzungsgeschehen spielt sich an der unveränderten diploiden Phase ab. Auch für die bei vielen Tiergruppen (s. oben S. 23) und manchen Pflanzen mehr oder minder regelmäßig auftretende Parthenogenese gilt das gleiche, sofern es sich um diploide Parthenogenese handelt. Andere Verhältnisse finden sich nur bei haploider Parthenogenese, bei der ja Reduktion und somit eine Aufspaltung erfolgt, eine Art der Fortpflanzung also, die für das Erbgeschehen von prinzipieller Bedeutung ist. Da aber diesen Erscheinungen eigene Abschnitte in diesem Handbuch gewidmet sind, ihre allgemeine Bedeutung zudem auch an anderen Stellen gebührend zur Darstellung gelangt, so brauchen wir hier uns mit derselben nicht eingehender zu beschäftigen.

Die gesamten Vererbungserscheinungen bei der Bastardierung von Tieren und Blütenpflanzen folgen somit, da alle diese Organismen ganz oder vorwiegend diploid sind und nur geschlechtliche Fortpflanzung besitzen, den klassischen Mendelregeln. Wo Abweichungen davon getroffen werden, sind sie auf Abänderungen der normalen Reduktion und der Befruchtung durch Vorgänge der haploiden Parthenogenese oder Apogamie sowie der merogamen Befruchtung (s. oben) bedingt. Der Erbgang nach den klassischen Mendelschen Regeln, der nur auf das Verhalten der diploiden Phase gegründet ist, gilt aber streng genommen nur für die rein diploiden Tiere; bei den Pflanzen dagegen findet sich

ja, wie schon hervorgehoben, und wie weiterhin zu zeigen sein wird, eine rückgebildete haploide Generation, wenn sie auch meist äußerlich nicht in Erscheinung tritt, und daher in der Regel der Erbanalyse nicht zugänglich ist. Immerhin kann sie sich in einzelnen Fällen im Erbverhalten bemerkbar machen und kann dann auch untersucht werden und ist auch untersucht worden.

Das hier für Diplonten gegebene Fortpflanzungsschema gilt daher nur für die Tiere (Abb. 75). Haploid sind einzig die Gameten, die Eier und Spermien. Nach ihrer Vereinigung durch die Befruchtung entsteht aus der Zygote, dem befruchteten Ei, der diploide tierische Organismus, der allein phänotypisch der Untersuchung zugänglich ist. Eine reine Aufspaltung der haploiden Phase, die an die Reduktion geknüpft ist, könnte hier nur an den Gameten selbst auftreten, wo sie jedoch in der Regel nicht feststellbar ist. Jedenfalls ist ein derartiger

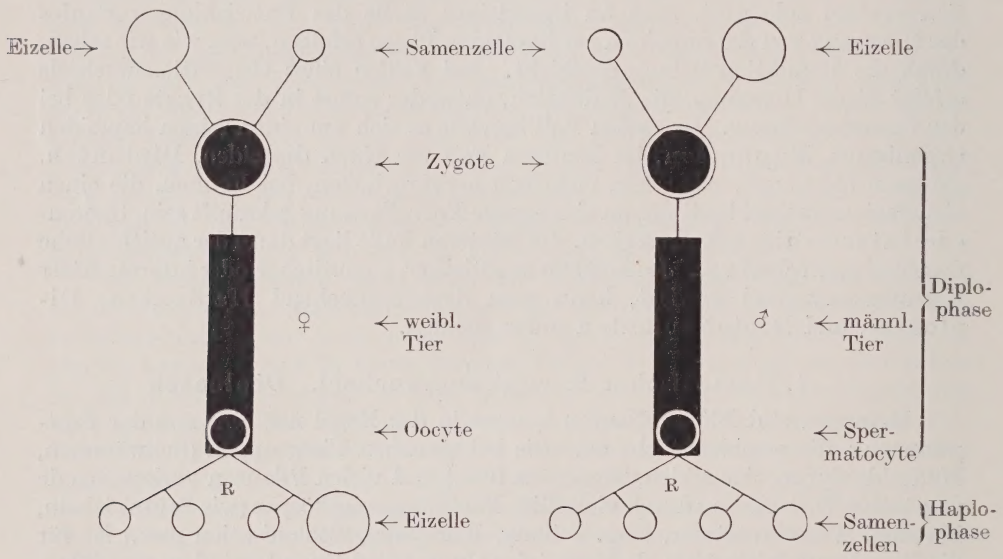


Abb. 75. Schematische Darstellung des Kernphasenwechsels eines reinen Diplonten; getrenntgeschlechtliches Tier. In dem Schema bedeutet wie in allen folgenden schwarz ausgefüllt die diploide Phase, weiß die haploide Phase. Einzelne Zellen sind als Kreise, als richtige Generationen oder Individuen auftretende Entwicklungsstadien durch langgestreckte Rechtecke gekennzeichnet. *R* Ort der Reduktion.

Fall bisher meines Wissens nicht bekannt. Bei Bastardierungen zwischen Rassen oder nahverwandten Arten, deren Spermien oder Eier Unterschiede aufwiesen, läge zwar theoretisch die Möglichkeit vor, eine Aufspaltung bei den F_1-Spermien aufzuzeigen, ja sogar eine direkte Tetradenanalyse (s. Bělař Bd. I, B) durchzuführen, doch ist ein derartiger Fall bisher nicht bekannt geworden; man hat wohl auch kaum bisher darauf geachtet. Auf jeden Fall steht bei Tieren (und dasselbe gilt auch für die Blütenpflanzen) die Analyse der diploiden Phase völlig im Vordergrund, wie das nicht anders zu erwarten ist.

Außer den Metazoen gehören zu den reinen Diplonten noch manche Protozoenklassen (Heliozoen, Infusorien) sowie gewisse Algengruppen, wie die Diatomeen, Fucaceen und manche (ob alle?) Siphoneen *(Codium)*.

2. Zygotischer Kernphasenwechsel. Haplonten

Den extremsten Gegensatz zu den rein diploiden Tieren (und in gewissem Sinne auch den Blütenpflanzen mit fast ganz rückgebildeter Haploidgeneration)

bilden die reinen Haplonten. Bei ihnen sind alle Zellen und, falls homologer Generationswechsel sich findet, alle Generationen haploid, mit Ausnahme einer Zelle, der diploiden Zygote. Innerhalb der Zygote oder bei ihrer Keimung vollzieht sich die Reduktion und somit bei heterozygoten Zygoten die Aufspaltung (Abb. 76). Bastardcharakter (Heterozygotie) kann nur die Zygote aufweisen, und die Erbanalyse ist vorwiegend auf die Untersuchungen der haploiden Phasen und Generationen angewiesen. Die aus der Zygote sich entwickelnden haploiden Organismen, resp. haploiden Generationen, müssen daher in erblicher Hinsicht ganz andere Verhältnisse aufweisen als die F_1-Generationen diploider Organismen. An ihnen muß sich die reine Aufspaltung der Erbanlagen, die bei Diplonten aus dem Verhalten der F_2-Generation für die Gameten der F_1-Generation er-

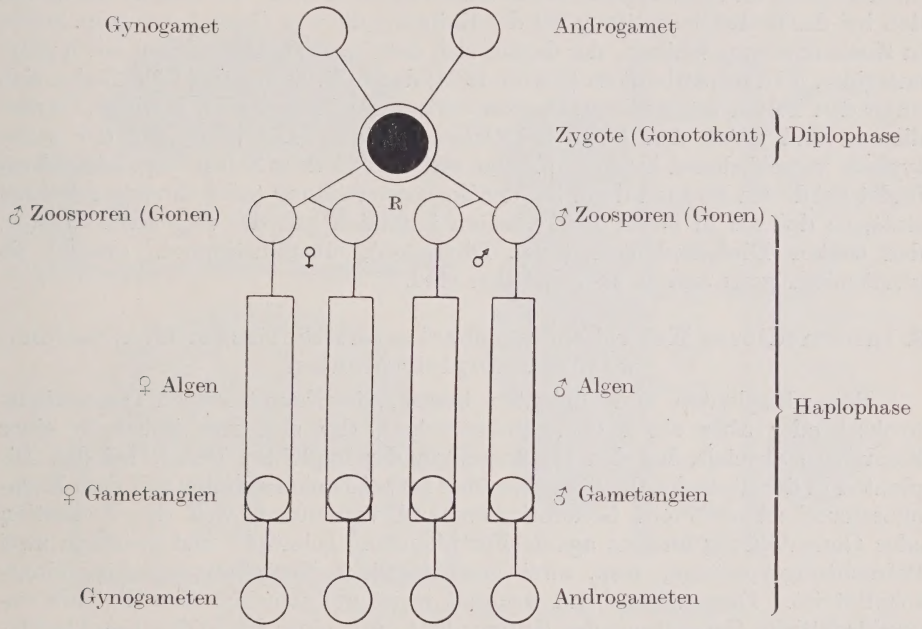


Abb. 76. Schematische Darstellung des Kernphasenwechsels eines reinen Haplonten. Zugrunde gelegt ist dem Schema eine getrenntgeschlechtliche Form wie zum Beispiel die Volvocinee *Gonium*.

schlossen werden, direkt manifestieren. Eine der wichtigsten Grundlagen der Mendelschen Vererbung, die Aufspaltung durch die Reduktion, kann hier somit direkt phänotypisch festgestellt werden. Die große Bedeutung, die der Bastardanalyse bei reinen Haplonten daher für die Theorie und die cytologische Erklärung der Mendelschen Vererbung zukommt, ist ohne weiteres ersichtlich. (Näheres darüber findet sich in dem folgenden Artikel von Bělař Bd. I B.) Hier sei nur noch hervorgehoben, daß in erblicher Hinsicht bei reinen Haplonten die Zygote als die Diplophase der F_1-Generation, die daraus entstandenen Organismen sowie alle weiteren agamen Generationen als Haplophase der F_1-Generationen zu bezeichnen sind. Entsprechend muß dann auch in den späteren Generationen die Diplo- und Haplophase immer unterschieden werden. Da die vorwiegend zur Untersuchung kommende Haplophase nie heterozygot sein kann (hat sie doch stets nur eine Chromosomengarnitur), so spricht man bei reinen Haplonten auch von azygoter Vererbung (Armbruster,

Nachtsheim, Römer 1917). Reine Haplonten sind unter den Protozoen die Coccidien (Dobell 1915, Reichenow 1921, s. S. 45) und wahrscheinlich die Gregarinen, ferner vermutlich die Cnidosporidien. Von den Thallophyten gehören hierher vermutlich die meisten Grünalgen und ein Teil der Pilze (Oomyceten). Nachgewiesen ist die Haploidie für die Konjugaten (*Spirogyra* usw.) Tröndle (1911), die Volvocales *Chlamydomonas* (Pascher 1916), *Chlorogonium* (Dangeard 1898, Hartmann 1921), *Gonium*, *Eudorina* (Schreiber 1925) und *Coleochaete* (Allen 1905). Bastardierungen bei Haplonten sind mehrfach beschrieben, bisher jedoch nur für *Chlamydomonas* durch Pascher (1916) teilweise analysiert.

Trotz der Reduktion in der Zygote gibt es nun bei Haplonten einzelne Formen unter den Algen und Pilzen, die trotz der haploiden Konstitution ihrer Kerne phänotypisch und genotypisch echte Heterozygoten sind. Es kommt das daher, daß bei der Reduktionsteilung bei der Keimung die vier Gonenkerne resp. Zellen in Zusammerhang bleiben, der daraus sich entwickelnde Organismus einen polyenergiden Miktohaplonten (Kniep 1928) darstellt. Derartige Fälle finden sich unter den Pilzen bei gewissen Phycomyceten wie *Phycomyces*, gewissen Chytridiaceen und unter den Algen bei *Chlorochytrium*. Die Verteilung der genotypisch verschiedenen haploiden Kerne auf verschiedene Zellen resp. Individuen findet bei diesen Formen dann bei der Zoosporenbildung (oder Gametenbildung) statt, so daß sie in ihrem Erbverhalten äußerlich mit der folgenden Gruppe, den echten Diplohaplonten (resp. Diplonten), übereinstimmen, obwohl sie genotypisch ganz anders zu beurteilen sind.

3. Intermediärer Kernphasenwechsel = antithetischer Generationswechsel. Diplohaplonten

Reine Haplonten und Diplonten besitzen überhaupt keinen Generationswechsel oder aber einen Generationswechsel, der sich nur innerhalb einer Kernphase abspielt, bei den Haplonten in der haploiden Phase, bei den Diplonten in der diploiden[1]). Demgegenüber ist bei Diplohaplonten mit dem Kernphasenwechsel stets ein Generationswechsel verbunden, weil die Reduktion oder Gonenbildung an eine agame Fortpflanzung geknüpft und zwischen zwei Befruchtungsvorgänge, resp. zwei geschlechtliche Fortpflanzungsakte, eingeschaltet ist. Dementsprechend wechselt meist obligatorisch eine diploide ungeschlechtliche Generation, der Sporophyt, mit einer haploiden Geschlechtsgeneration, dem Gametophyt. In der diploiden wie der haploiden Phase können dabei noch weitere Generationen mit agamer Fortpflanzung eingeschaltet sein, die natürlich wie beim homologen Generationswechsel für das Erbverhalten belanglos sind, da sie sich ja innerhalb einer einzigen Kernphase abspielen. Dagegen kommt dem mit dem Kernphasenwechsel verknüpften, antithetischen Generationswechsel vom Standpunkt der Vererbungslehre ein hohes Interesse zu. Im Gegensatz zu Diplonten und Haplonten sind hier sowohl die diploide wie die haploide Phase als typische Generationen morphologisch ausgebildet und beide können daher auf ihren Phänotypus untersucht, also genetisch analysiert werden.

Dieser antithetische Generationswechsel ist in der Regel obligatorisch, da normalerweise mit einer bestimmten Agameten- oder Sporenbildung die Reduktionsteilung verbunden ist, die Sporen (Agameten) zugleich Gonen sind. Er findet sich, von Braun- und Rotalgen angefangen, bei einer großen Anzahl von Pilzen (Zygomyceten, Ascomyceten, Uredineen, Basidiomyceten), ferner in seiner typischen Ausbildung bei Moosen und Farnen, wo er durch die klassischen Unter-

1) Eine Ausnahme hiervon machen nur die zuletzt erwähnten Miktohaplonten.

suchungen von HOFMEISTER entdeckt wurde, bis herauf zu den Blütenpflanzen, bei welchen aber bekanntlich die haploide Geschlechtsgeneration stark reduziert und versteckt ist und kein selbständiges Leben mehr führt.

Der agame diploide Sporophyt und der haploide Gametophyt der Braunalge *Dictyota dichotoma* sind äußerlich völlig gleich gestaltet (Abb. 77, vgl. auch Abb. 114 bei BĚLAŘ Bd. I B). Die agame diploide und die geschlechtliche haploide Generation unterscheiden sich, abgesehen von der verschiedenen Chromosomenzahl, nur dadurch, daß die erste unbewegliche Tetrasporen liefert, bei deren Bildung sich die Reduktion vollzieht, während die Geschlechtspflanzen Oogonien oder Antheridien, in welchen Eier, resp. kleine begeißelte Spermatozoiden zur Ausbildung kommen, hervorbringen. Stets geht die eine Generation aus der anderen hervor, wie HOYT (1907, 1910) auch durch Kultur bewiesen hat.

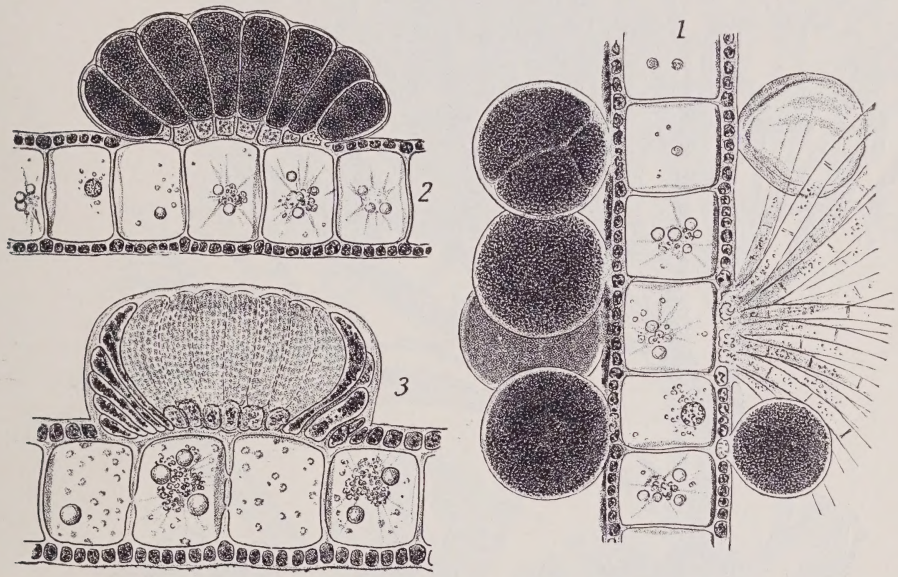


Abb. 77. *Dictyota dichotoma* THURET (Braunalge).
1—3 Thallusquerschnitte, 1 mit Sporangien, 2 mit weiblichem, 3 mit männlichem Sorus. Nach THURET 1854/55 aus OLTMANNS 1904.

Bei den Cutleriaceen ist die ungeschlechtliche sporenliefernde Generation von der gametenbildenden auch morphologisch ganz verschieden. Die erste wurde, ehe der genetische Zusammenhang bekannt war, als besondere Gattung *Aglaozonia* bezeichnet (Abb. 78a). Nach YAMANOUCHI (1909, 1912) findet bei der Zoosporenbildung der *Aglaozonia* die Reduktion statt. Sie ist ein diploider Sporophyt, und aus ihren Sporen entsteht der haploide Gametophyt, die *Cutleria*-Pflanze (Abb. 78, 79). Die von dieser gelieferten Anisogameten geben nach der Befruchtung wieder die diploide *Aglaozonia*. In Neapel ist der antithetische Generationswechsel von *Cutleria* nach den Untersuchungen von YAMANOUCHI streng obligatorisch; das trifft jedoch nicht für andere Fundorte dieser Braunalge zu, wie Beobachtungen im Freien, sowie Zuchtversuche von KUCKUCK 1900 (Helgoland), CHURCH 1898 (Plymouth) und SAUVAGEAU 1908 (Bordeaux) gezeigt haben. Aus *Aglaozonia*-Sporen können an diesen Örtlichkeiten nämlich nicht nur geschlechtliche *Cutleria*-Pflanzen entstehen, sondern wiederum auch ungeschlechtliche *Aglaozonia*-Formen, und ebenso aus den Gametophyten die

eine und die andere Form. Der eigentliche Generationswechsel, der mit einem ausgeprägten Polymorphismus der Generationen verbunden ist, scheint somit nicht streng obligatorisch an den Kernphasenwechsel geknüpft zu sein, wie man das ursprünglich annahm. Hier sind weitere Untersuchungen zur Aufklärung notwendig.

Der Generationswechsel der eben besprochenen Braunalgen folgt dem Schema der Abb. 80. Dieser Typ ist dadurch ausgezeichnet, daß die diploide

Abb. 78. *Cutleria multifida* (Braunalge). *a* Älteres *Aglaozonia*-Stadium (Sporophyt). *b* Gametophyt. Aus Oltmanns 1904.

Sporophyt-, wie die haploide Gametophytgeneration morphologisch ungefähr gleich gut ausgebildet sind sowohl im Falle morphologischer Gleichheit wie bei weitgehender morphologischer Verschiedenheit. Bei den Laminarien dagegen ist der haploide Gametophyt stark reduziert (zwerghaft) und besteht nur aus wenigen Zellen, im Gegensatz zu den gerade hier enorm großen diploiden Sporophyten.

Sehr instruktiv ist der Generations- und Kernphasenwechsel der Florideen, der in zweierlei ganz verschiedener Weise ausgebildet ist. Die haplobion-

tischen Florideen sind reine Haplonten mit homologem Generationswechsel. Bei der ersten Teilung der befruchteten Eizelle vollzieht sich die Reduktion, es entsteht ein fertiler Kern, der Kern der keimenden Oospore (Zygote) und drei abortive zugrunde gehende. Aus der Oospore geht der haploide Gonimoblast

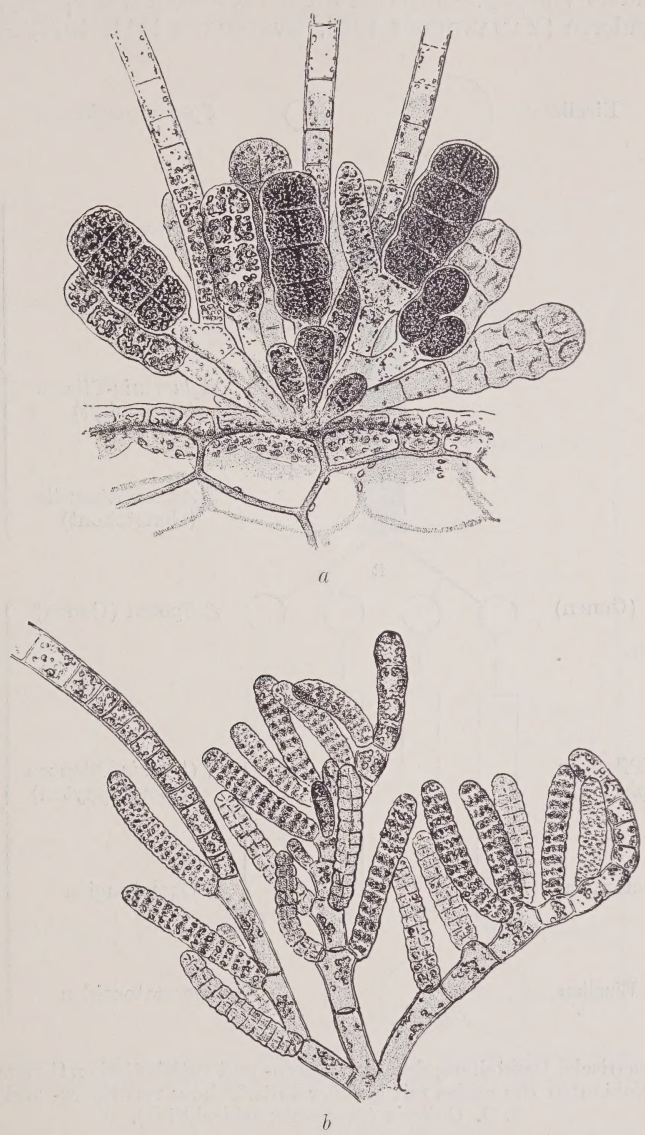


Abb. 79. *Cutleria multifida* (Braunalge).
a Weibliche Gametangien (Oogonien). *b* Männliche Gametangien.
Nach THURET 1854/55 aus OLTMANNS 1904.

hervor, der haploide Karposporen bildet. Der Gonimoblast sitzt ähnlich wie der Sporophyt der Moose (s. unten) dem Oogon resp. Karpogon der Geschlechtspflanzen direkt auf, ist aber im Gegensatz zu dem Sporophyt der Moose haploid. Aus den Karposporen entwickeln sich Geschlechtspflanzen, Gamonten, die sich

aber auch noch agam durch Monosporen vermehren können. So liegen die Verhältnisse bei *Scinaia* und verwandten Rotalgen nach den Untersuchungen von Svedelius (1915). Diese Formen sind mithin reine Haplonten mit homologem Generationswechsel (Abb. 81).

Ganz andere Verhältnisse treffen wir bei Rotalgen wie *Polysiphonia*, *Delesseria* und anderen (Yamanouchi 1916, Svedelius 1911, 1916, Kylin 1916).

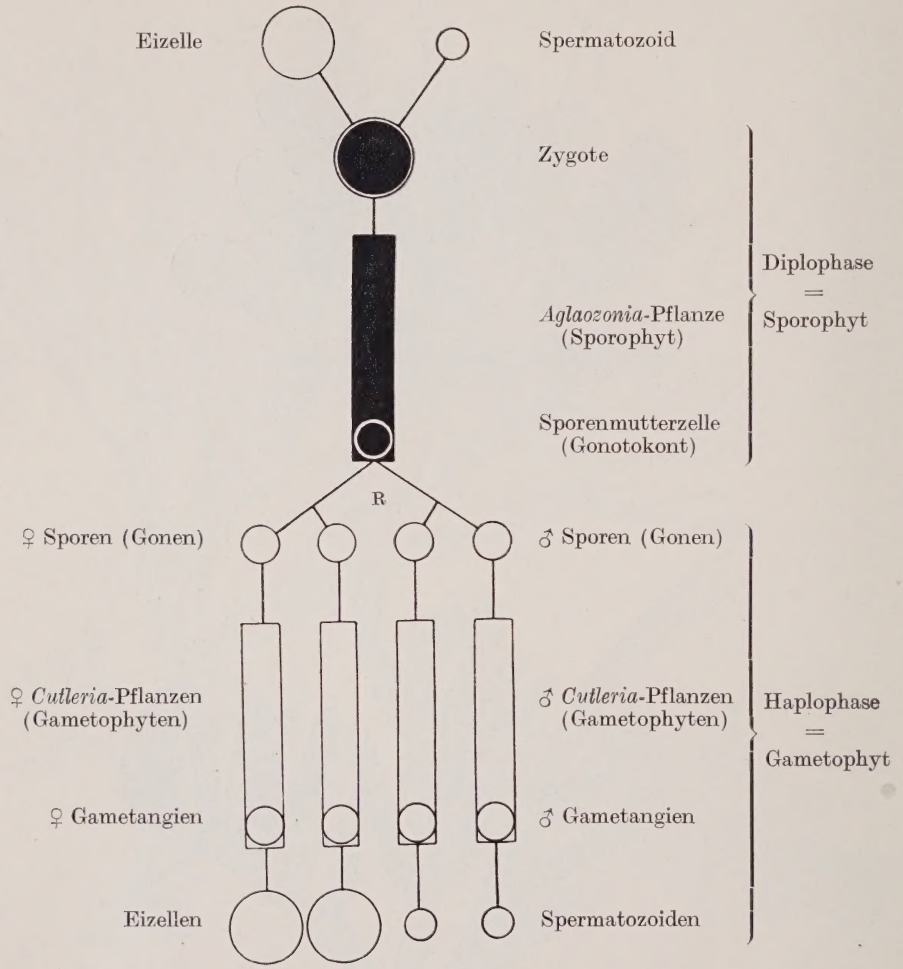


Abb. 80. Schematische Darstellung des Kernphasen- und antithetischen Generationswechsels einer diplo-haplobionten Braunalge mit gleicher Entwicklung von Sporo- und Gametophyt. Z. B. *Cutleria* (getrenntgeschlechtlich).

Hier sind in gleicher Weise haploide Geschlechtspflanzen vorhanden, die, nebenbei erwähnt, meist getrennt geschlechtlich sind. Auf denselben entwickelt sich ebenfalls ein aufsitzender Gonimoblast. Daneben gibt es agame Pflanzen, die äußerlich den Geschlechtspflanzen völlig gleichen, die jedoch Tetrasporen bilden. Der aus dem befruchteten Ei sich entwickelnde Gonimoblast und desgleichen die agamen Tetrasporenpflanzen sind jedoch hier diploid. Die Reduktionsteilung findet bei der Tetrasporenbildung statt (Gonosporen). Die

Karposporen sind stets diploid und liefern stets eine Tetrasporenpflanze, aus den Tetrasporen entwickelt sich stets eine Geschlechtspflanze. Der Sporophyt, die Diplophase, umfaßt hier also zwei diploide Generationen, den Gonimoblasten (Karpogon) und die Tetrasporenpflanze (Abb. 82). Trotz äußerlich morphologischer Gleichheit der Generationen (Gonimoblast einerseits, Tetrasporen- resp. Monosporenpflanze und Geschlechtspflanze andererseits) ist bezüglich der Kern-

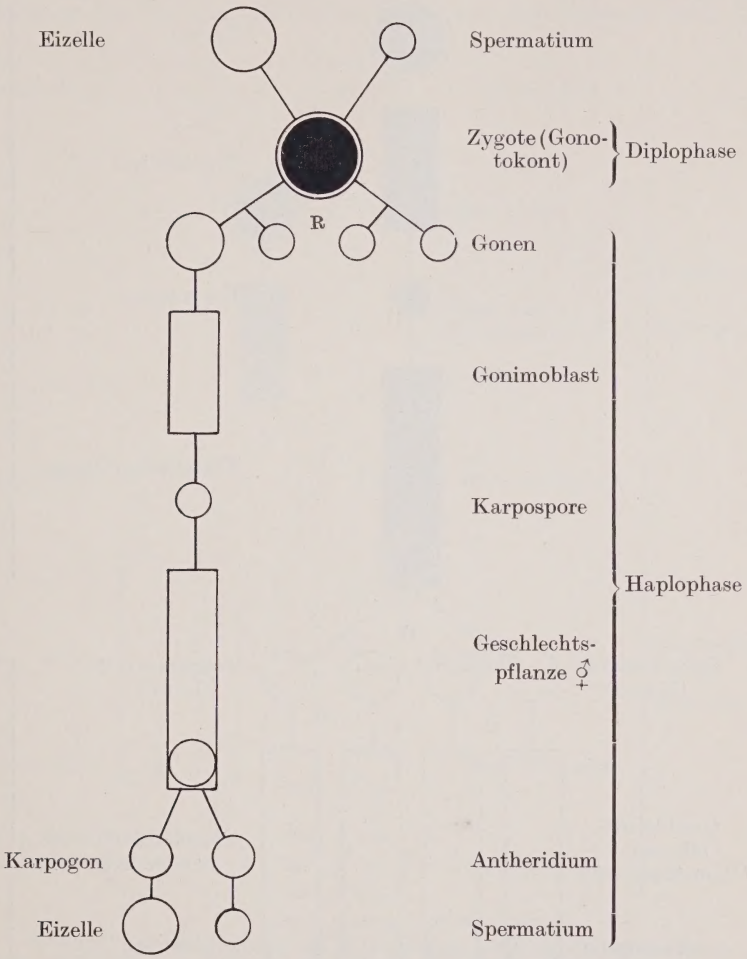


Abb. 81. Schematische Darstellung des Kernphasen- und obligatorischen, zweigliedrigen, homologen Generationswechsels einer haplobiontischen Rotalge, z. B. *Scinaia* (zwitterig).

phase und in genetischer Hinsicht ein tiefgreifender Unterschied zwischen den beiden Gruppen von Rotalgen, der bei Bastardierungen scharf zum Ausdruck kommen müßte. Leider liegen Bastardierungen in dieser Gruppe noch nicht vor, sind aber fraglos möglich[1]).

1) Vom morphologischen Gesichtspunkte aus wird der antithetische Generationwechsel der haplobiontischen Florideen von manchen Botanikern (z. B. Oltmanns 1922/23) auch anders aufgefaßt und in ganz anderer Weise mit dem klassischen Generationswechsel der Moose homologisiert. Diese Autoren fassen den auf den Geschlechtspflanzen gebildeten

Auch von Pilzen seien hier noch einige Vertreter von Haplobionten kurz geschildert, zumal in mehreren Gruppen bereits Bastardierungen vorliegen. Wir

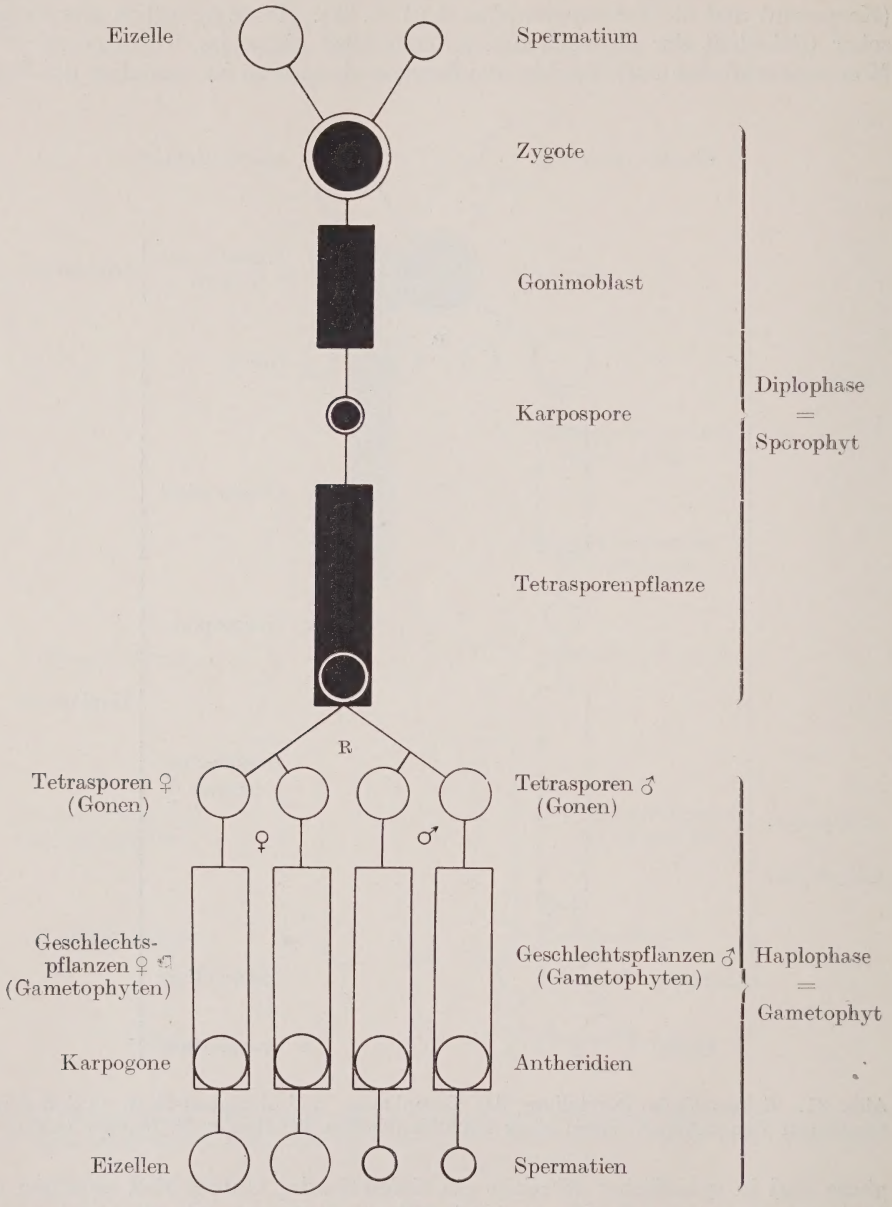


Abb. 82. Schematische Darstellung des Kernphasen- und dreigliedrigen (antithetisch-homologen) Generationswechsels einer diplo-haplobiontischen getrenntgeschlechtlichen Rotalge, z. B. *Polysiphonia*.

Gonimoblasten als Sporophyten auf und homologisieren ihn mit dem Sporophyten der Moose, die Geschlechtspflanze mit dem Gametophyten, ganz gleichgültig, ob es sich um haploide oder diplohaploide Florideen handelt. Die Tetrasporenpflanzen (resp. die monosporenbildenden, wo solche bei haplobiontischen Florideen vorkommen) werden als eine am Gameto-

beginnen mit den Phycomyceten (Zygomyceten), obwohl man hier vom cytologischen Standpunkte aus die Einreihung derselben bei den Diplohaplobionten mit Recht ablehnen kann. Die Befruchtung bei diesen Formen, z. B. bei *Phycomyces* und *Mucor* ist, wie oben geschildert, eine morphologisch isogame Gametangienkopulation. Aus der keimenden Zygote entstehen Mycelien mit Paarkernen, die bei Beginn der Sporenbildung verschmelzen, worauf die Reduktionsteilung erfolgt und haploide Sporen (Gonen) zur Ausbildung gelangen. Die aus diesem ersten Urmycel gebildeten Zoosporen sind haploid, sind Gono-

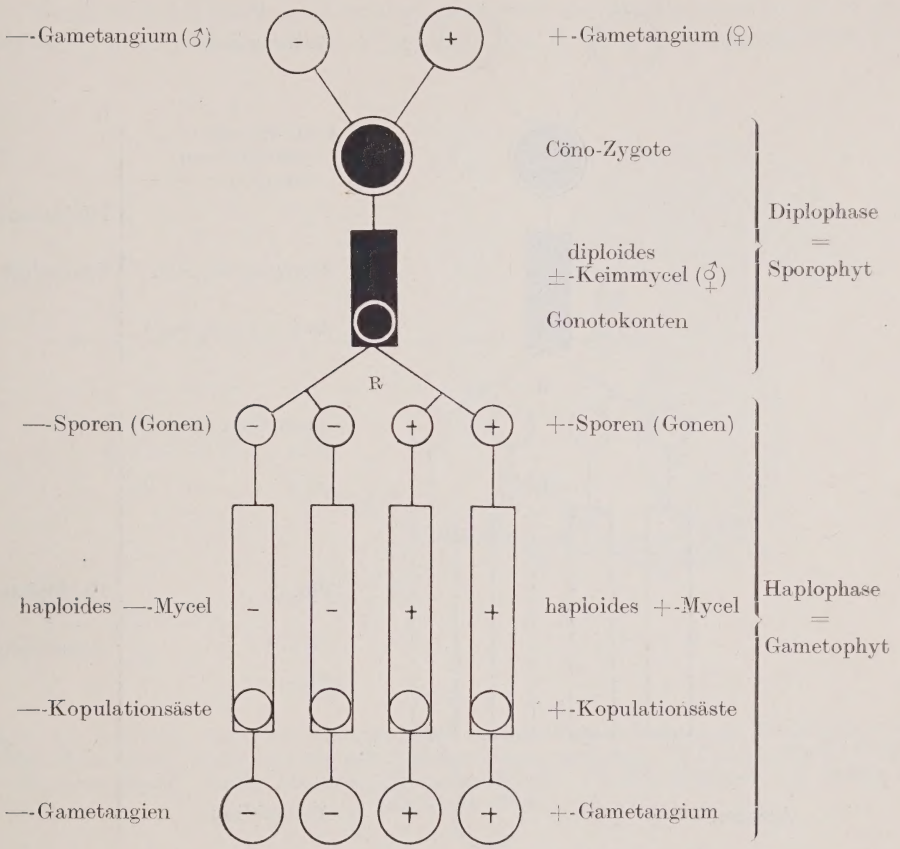


Abb. 83. Schematische Darstellung des Kernphasen- und Generationswechsels einer getrenntgeschlechtlichen Mucorinee, z. B. *Phycomyces nitens*.

sporen. Das kleine Urmycel oder Keimsporangium, das ja morphologisch eine selbständige Generation darstellt, ist insofern diplod, als es von der Gametangienkopulation her viele männliche und weibliche Kernpaare besitzt.

phyten ausgebildete Nebenfruchtform aufgefaßt. Da jedoch beim antithetischen Generationswechsel das wesentliche in der Verbindung von Kernphasenwechsel und Generationswechsel besteht, so können wir dieser Auffassung nicht zustimmen, wenn auch morphologisch die Homologie von Tetrasporenpflanze und Geschlechtspflanze noch so einleuchtend erscheint. Daß diese Homologie von Tetrasporen und Geschlechtspflanze kein Grund dagegen sein kann, erstere als Sporophyten, letztere als Gametophyten zu bezeichnen, lehrt ohne weiteres der Vergleich mit der Braunalge *Dictyota*.

Da aber nach den bisherigen Angaben von Burgeff (1915) über *Phycomyces nitens* eine Teilung dieser Paarkerne im Urmycel nicht erfolgen soll, so würde diese diploide Phase streng genommen keinen echten diploiden Sporophyten darstellen; die diploide Generation ist gewissermaßen nur durch die vielfache Befruchtung vorgetäuscht. Da es sich aber äußerlich, morphologisch fraglos um eine besondere Generation handelt, die sicher diploid ist, so kann man diesen Entwicklungsverlauf mit einem gewissen Rechte auch bei den Diplohaplobionten einreihen (Abb. 83).

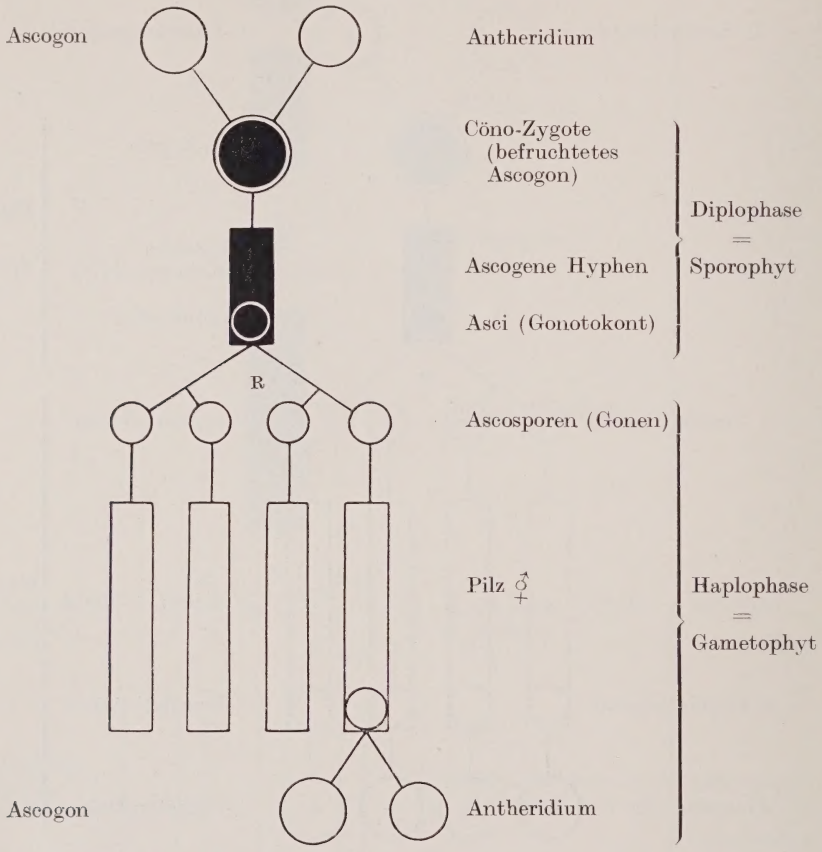


Abb. 84. Schematische Darstellung des Kernphasen- und Generationswechsels eines zwitterigen Ascomyceten, z. B. *Pyronema*.

Je nach den äußeren Bedingungen kann das aus den Gonosporen sich entwickelnde haploide Mycel mit einfachen Kernen, die echte Gametophytengeneration, sich weiterhin ungeschlechtlich durch Zoosporen (Agameten) fortpflanzen oder direkt (wenn +- und —-Mycelien vorhanden sind) Gametangien bilden, die wieder kopulieren. In genetischer Hinsicht verhalten sich also auch hier, trotzdem cytologisch in strengem Sinne kein antithetischer Generationswechsel vorliegt, die späteren Mycelien anders als das Urmycel; die späteren stellen die Haplophase, das Urmycel eine Diplophase in erblicher Hinsicht dar.

Echte Diplohaplonten mit antithetischem Generationswechsel sind dagegen die meisten Ascomyceten, die in der Regel zwittrig und morphologisch anisogam sind (Claussen 1912). Nach der Befruchtung (anisogame Gametangienkopulation s. oben S. 52, 53) wachsen aus dem Oogon die ascogenen Hyphen hervor, die Paarkerne aufweisen, welche sich gleichzeitig teilen. Diese ascogenen Hyphen stellen die diploide Generation dar. Der Ascosporenbildung geht, wie oben geschildert, die Karyogamie und Reduktion voraus. Die Ascosporen sind Gonosporen, die das haploide Mycel, den Gametophyten, aus sich hervorgehen lassen (Abb. 84).

Schließlich sei noch der Generationswechsel der Hymenomyceten kurz geschildert, da gerade über diese Pilzgruppe eine Reihe genetischer Arbeiten be-

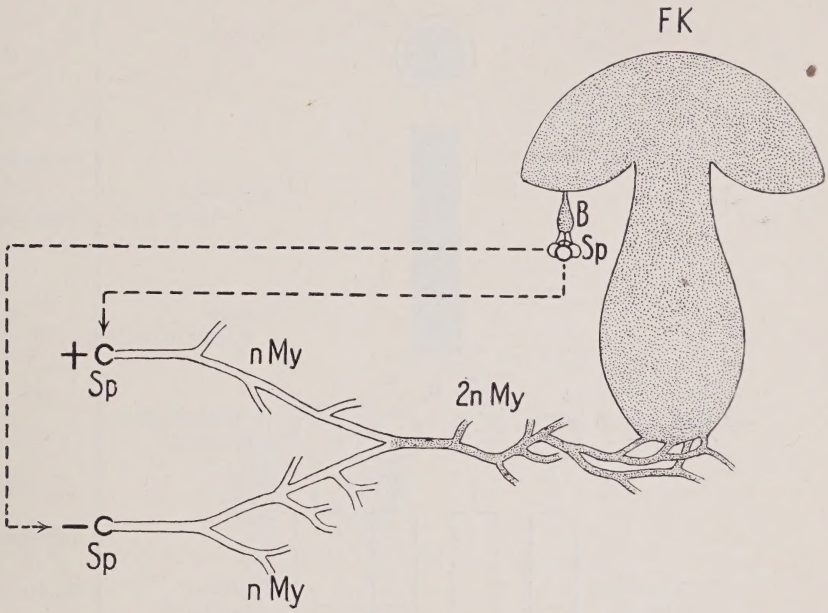


Abb. 85. Schema des Entwicklungszyklus (Generationswechsel) eines Basidiomyceten. Haplophase einfach konturiert, diploide (Zweikernphase) punktiert. *Sp* Spore. *nMy* Haploides (Einkern-)Mycel. *2nMy* Diploides (Zweikern-)Mycel. *FK* Fruchtkörper. *B* Basidie. Aus Bělař 1928.

reits vorliegt (Abb. 85, 86). Hier gibt es nun äußerlich, speziell bei den Hutpilzen, überhaupt keinen Wechsel zwischen verschiedenen Generationen. Der Übergang von der Haplophase zur Diplophase vollzieht sich innerhalb des einheitlichen Vegetationskörpers dieser Pilze, und zwar in der oben geschilderten Weise durch Verschmelzung haploider vegetativer Zellen, nicht besonderer Gameten, also durch Somatogamie (Kniep 1913—18). Dieser Kopulationsvorgang spielt sich zugleich an vielen Stellen des weiter wachsenden Mycels ab. Diploide und haploide Phase gehen also an dem gleichen Organismus äußerlich unmerklich ineinander über, so daß ein Generationswechsel im eigentlichen wörtlichen Sinne nicht besteht, sondern verdeckt ist (Abb. 85 und 86). Wir haben nur eine Trennung des Körpers in eine mehr oder minder ausgedehnte diploide und haploide Phase. Nur der Übergang von der diploiden zur haploiden Phase ist ein scharf markierter.

Bei der Bildung der Basidiosporen vollzieht sich nach vorausgegangener Karyogamie die Reduktion, die Basidiosporen sind haploide Gonosporen (s. Abb. 57, S. 61).

Wenn wir uns nun den Cormophyten zuwenden, so sei zunächst der Generationswechsel der Moose besprochen, das klassische Beispiel des Hofmeisterschen Generationswechsels. Aus den haploiden Sporen eines Mooses (Abb. 87) entwickeln sich verzweigte Fäden, sog. Protonemata, aus welchen dann die beblätterten Moosstämmchen in größerer Zahl zur Ausbildung gelangen. Sie

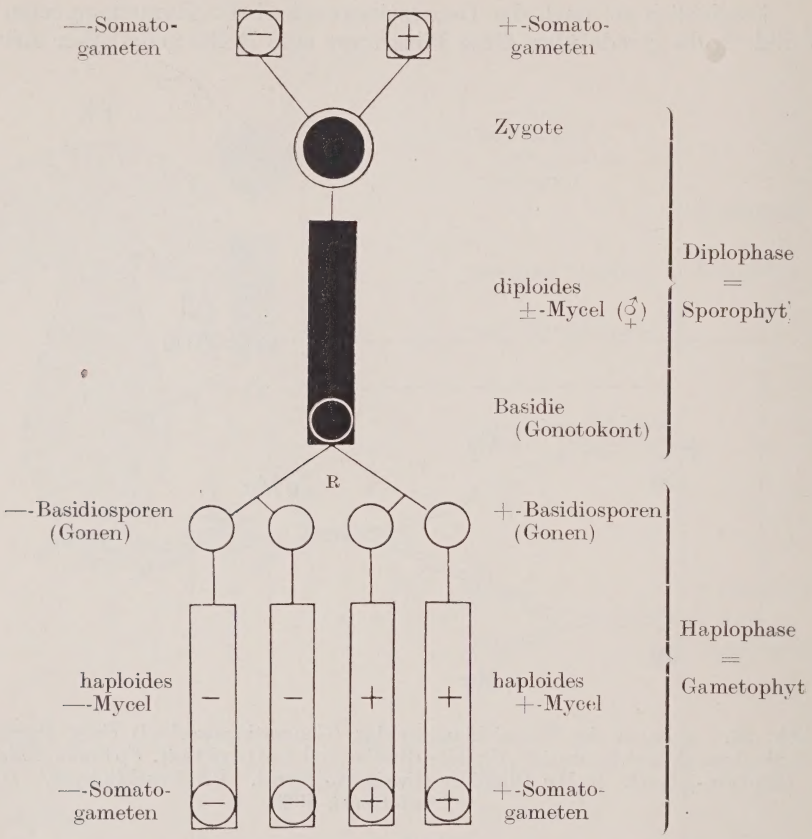


Abb. 86. Schematische Darstellung des Kernphasen- und Generationswechsels eines getrenntgeschlechtlichen Basidiomyceten.

stellen die haploide Geschlechtsgeneration dar, indem von ihnen bei zwittrigen Arten Archegonien mit je einer Eizelle und Antheridien mit zweigeißeligen Spermatozoiden gebildet werden, während getrenntgeschlechtliche Arten nur ein Geschlecht zur Ausbildung bringen. Aus dem Kopulationsprodukt entwickelt sich ein mehrzelliger Körper, der das Archegon zerreißt und zu dem Sporogon auswächst. Es ist die diploide ungeschlechtliche Generation (Sporophyt), die in der kompliziert gebauten Kapsel die Moossporen erzeugt, deren letzte Teilungen die Reduktionsteilungen sind (Abb. 88).

Bei den Farnen ist die dem Sporogon homologe ungeschlechtliche Generation die eigentliche Farnpflanze, während der Gametophyt nur durch das schon etwas

rückgebildete Farnprothallium repräsentiert wird. Bei Moosen ist also die haploide Geschlechtsgeneration stärker ausgebildet, während umgekehrt bei den Farnen die diploide ungeschlechtliche Generation eine stärkere Entwicklung erfahren hat. In den beiden Schemata der Abb. 88 u. 89 ist das verschiedene Verhältnis von Sporophyt zu Gametophyt bei Moosen und Farnen zum Ausdruck gebracht.

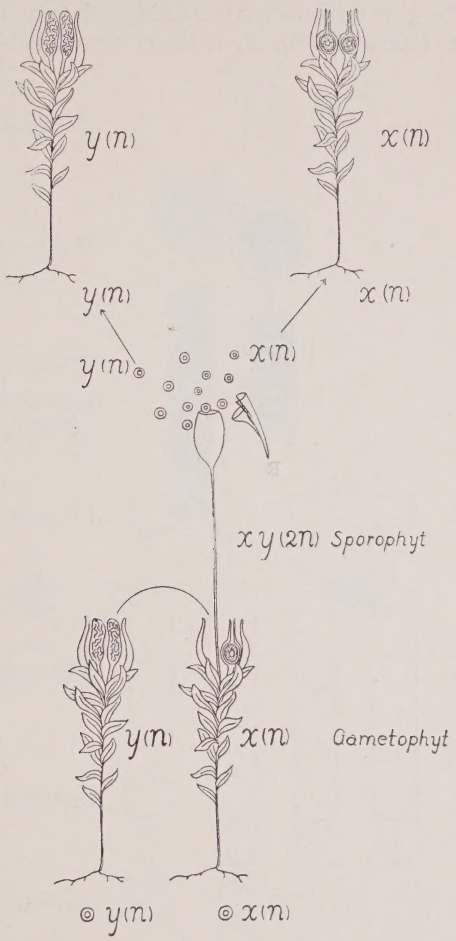


Abb. 87. Schematische Darstellung des Generationswechsels eines getrenntgeschlechtlichen Mooses. *yn* Männliche, *xn* weibliche haploide Pflanze. *xy2n* gemischtgeschlechtlicher diploider Sporophyt. *x* bedeutet weiblich. *y* männlich. *xy* zwitterig. *n* haploider, *2n* diploider Zustand. Aus Morgan.

Während im allgemeinen Moose und Farne einen streng obligatorischen antithetischen Generationswechsel aufweisen, indem aus den Sporen stets die haploide Geschlechtsform, aus der Zygote der diploide Sporophyt zur Entwicklung gelangt, handelt es sich trotzdem offenbar nicht um eine absolute Bindung von Kernphasenwechsel und eigentlichem Generationswechsel. Denn bei manchen Farnen kommen sowohl diploide Gametophyten mit doppelter Chromosomengarnitur vor, indem die Reduktionsteilung beim Übergang vom Sporophyten

in den Gametophyten unterblieben ist (sog. diploide Apogamie), als auch haploide Sporophyten mit einfacher Chromosomengarnitur, indem haploide Eier sich parthenogenetisch entwickeln (haploide Parthenogenesis, Farmer und Digby 1907). Das spricht ebenso wie die oben erwähnten Fälle bei *Cutleria* gegen den vielfach angenommenen strengen Zusammenhang von Generationswechsel und Kernphasenwechsel.

Derselbe Schluß ergibt sich auch aufs zwingendste aus den Versuchen von El. u. Em. Marchal (1906—1909), F. v. Wettstein (1924) und anderen, die

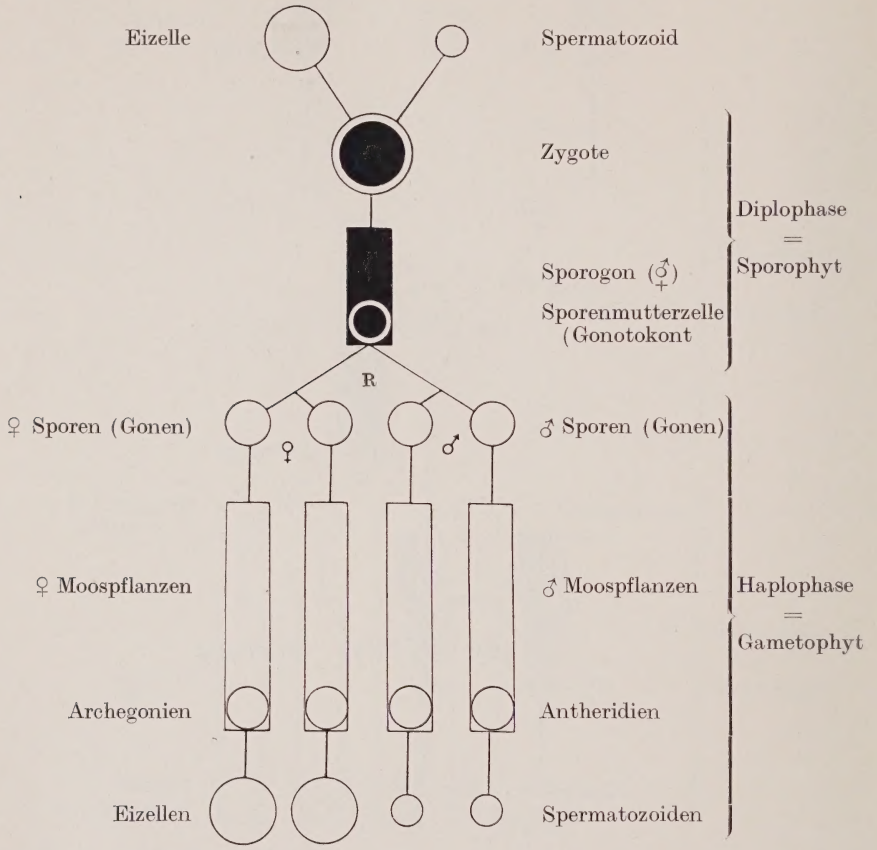


Abb. 88. Schematische Darstellung des Kernphasen- und Generationswechsels eines getrenntgeschlechtlichen Mooses.

künstlich, experimentell bei verschiedenen Laubmoosen Sporophyten zu aposporer Entwicklung bringen konnten, so daß diploide Gametophyten entstanden. Legt man junge zerschnittene Sporophyten von Moosen feucht, so wachsen Zellen aus dem diploiden Sporophyten zu einem ebenfalls diploiden Protonema aus, welches im Gegensatz zu dem normalen Gametophyten als apospor bezeichnet werden kann. Zwittrige wie getrenntgeschlechtliche Arten bilden dabei beiderlei Geschlechtsorgane. Da die Gameten die diploide Chromosomenzahl besitzen und eine normale Befruchtung möglich ist, so entwickeln sich aus den Zygoten tetraploide Sporophyten, die wiederum normale

Sporen mit Reduktionsteilungen bilden. Da aber die Chromosomenzahl auf das Vierfache erhöht ist, so erhalten auch die Sporen (Gonen) nun bei der normalen Fortpflanzung diploide Chromosomensätze, und man kann auf diese Weise die diploiden Gametophyten dauernd weiter erhalten. Durch Zerschneidung der tetraploiden Sporophyten gelingt es auch, tetraploide Moospflanzen und oktoploide Sporophyten zu erzielen. Näheres darüber findet sich in dem Artikel von Wettstein Bd. II G und Bělař Bd. I B S. 250 u. 300 u. f.

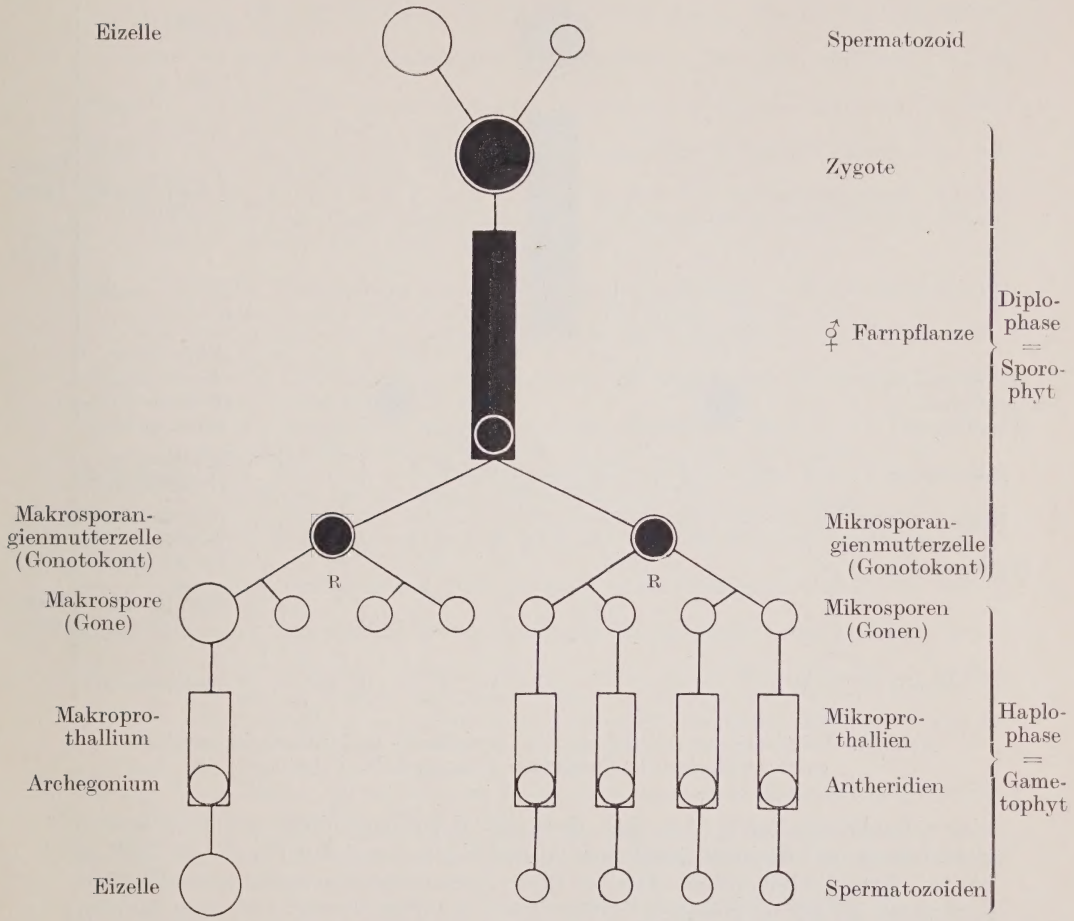


Abb. 89. Schematische Darstellung des Kernphasen- und Generationswechsels eines heterosporen Farnes, z. B. *Salvinia*.

Es bleibt uns noch übrig, mit wenigen Worten nochmals auf den Generationswechsel der angiospermen Pflanzen zurückzukommen, bei denen bekanntlich die haploide Phase, der Gametophyt, stark rückgebildet ist und kein individuelles Leben als besondere Generation führt. Wie schon oben bei der Befruchtung der Blütenpflanzen geschildert wurde, besteht die haploide Phase nur aus einigen Zellen resp. Kernen. In den Mikroprothallien finden zwei Kernteilungen statt, wodurch zwei Spermakerne und eine spermatogene Zelle entstehen. Der Gametophyt besteht also hier nur aus drei Zellen resp. Kernen. Die Makrospore

der Angiospermen bildet den Embryosack (das Makroprothalium) im Normalfall in der Weise, daß durch drei Kernteilungen acht Kerne entstehen, von denen zwei zu Synergiden, drei zu Antipoden und zwei zu Polkernen werden, während

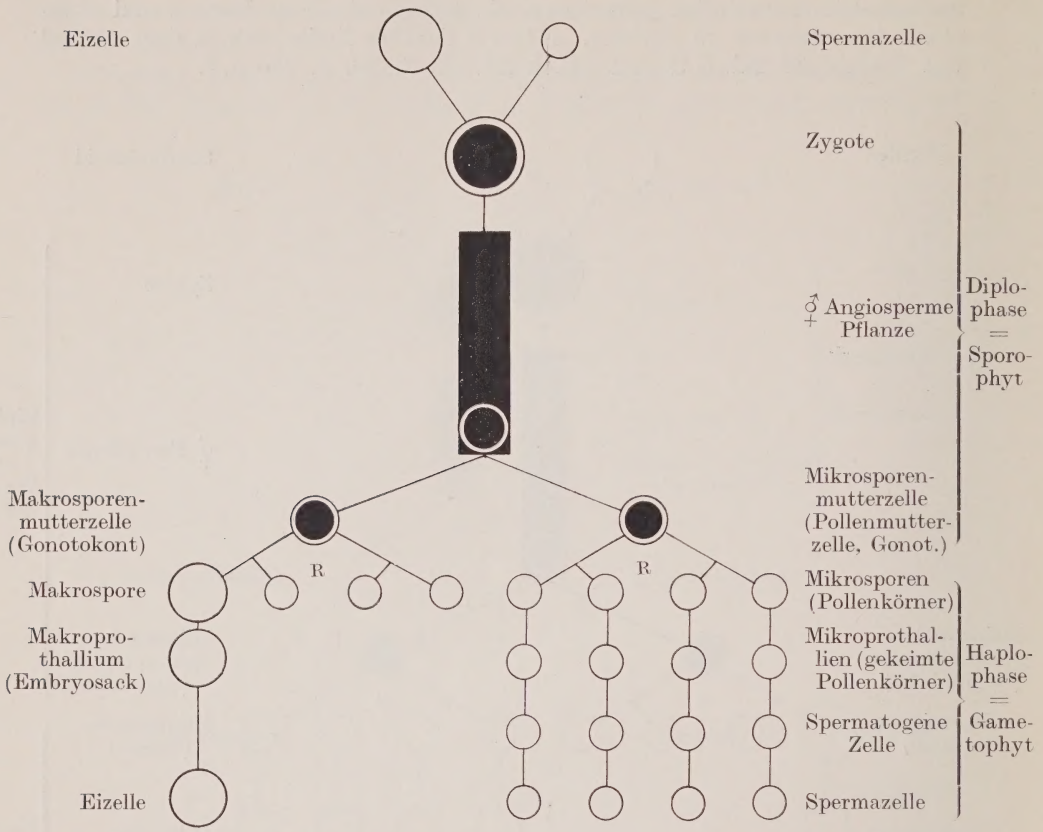


Abb. 90. Schematische Darstellung des Kernphasen- und Generationswechsels einer zwitterigen angiospermen Pflanze, z. B. *Polygonum*.

einer den Eikern liefert (Abb. 90). Bezüglich der Einzelheiten sei auf die frühere Schilderung und die dort gegebenen Abbildungen verwiesen (S. 48, 49, Abb. 42 bis 45). Eine phänotypische Analyse dieser versteckten rückgebildeten Haploidgeneration ist nur in gewissen Fällen bei den Pollenkörnern (Mikroprothallien) möglich (s. Bělař Bd. I B und Renner Bd. II A).

Literaturverzeichnis

Allen, Ch. E., 1905: Die Keimung der Zygote bei Coleochaeta. Ber. D. Bot. Ges. Bd. 23. S. 285.

—, 1919: The basis of sex inheritance in Sphaerocarpus. Proc. Am. phil. Soc., Vol. 58, p. 289.

Amma, K., 1911: Über die Differenzierung der Keimbahnzellen bei den Copepoden. (25 Fig., 4 Taf.) Arch. f. Zellfg. Bd. 6, S. 497.

Aragao, H. de Beaurepaire, 1910: Untersuchungen über *Polytomella agilis* n. g. n. sp. Mem. Inst. Oswaldo Cruz, Vol. 2, p. 42.

Armbruster, L., Nachtsheim, H. und Th. Römer, 1917: Die Hymenopteren als Studienobjekt azygoter Vererbungserscheinungen. Experimentum crucis theoriae mendelianae. Ztschr. ind. Abstl., Bd. 17, S. 273.

Bělař, K., 1923: Untersuchungen an *Actinophrys sol* Ehrenberg. I. Die Morphologie des Formwechsels. (8 Tafeln, 36 Fig.) Arch. f. Protistenk., Bd. 46, S. 1.

—, 1924: Die Cytologie der Merospermie bei freilebenden Rhabditis-Arten. (13 Fig.) Ztschr. f. wiss. Biol., Abt. B, Bd. 1, S. 1.

Berthold, 1881: Geschlechtliche Fortpflanzung der eigentlichen Phäosporeen. Mittl. Zool. Station Neapel, Bd. 2, S. 401.

Blakeslee, A. F., 1904: Sexual reproduction in the Mucorineae. (Taf. 1—4.) Proc. Amer. Acad. of Arts and Sc. 40, p. 205—319.

Blackman, V. H., 1904: On the fertilization, alternation of generations and general cytology of the Uredineae. (4 Taf.) Ann. of Bot., Bd. 18, p. 323.

Blackman, V. H. and Fraser, H. C. J., 1906a: I. On the sexuality and development of the Ascocarp of *Humaria granulata* Quél. (Taf. 13—15.) Proc. Roy. Soc. London Ser. B. 77, 354—368.

—, —, 1906b: II. Further studies on the sexuality of the Uredineae. (Taf. 3—4.) Ann. of Bot. 20, 35—48.

Bonnet, J., 1914: Reproduction sexuée et alternance des générations chez les Algues. Progr. Rei Bot., Bd. 5, p. 1.

Boveri, Th., 1887: Über den Anteil des Spermatozoons an der Teilung des Eies. Sitzber. d. Ges. Morph. u. Phys. München, 14. Stzg., S. 151.

—, 1899: Die Entwicklung von *Ascaris megalocephala* mit besonderer Berücksichtigung auf die Kernverhältnisse. Festschr. f. C. von Kupffer.

—, 1902: Das Problem der Befruchtung. (19 Fig.) Fischer, Jena.

Bower, F. O., 1890/91: On antithetic as distinct from homologous alternation of generations in plants. Ann. Bot., Bd. 4, p. 347.

—, 1913: Fortpflanzung der Archegoniaten. Handwörterb. d. Naturw., Bd. 4, S. 186.

Brauer, A., 1893: Zur Kenntnis der Reifung des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von *Artemia salina*. (4 Taf.) Arch. f. mikr. Anat., Bd. 43, S. 162.

Buchner, P., 1910: Die Schicksale des Keimplasmas der Sagitten in Reifung, Befruchtung, Keimbahn, Oogenese und Spermatogenese. (19 Fig., 6 Taf.) Festschr. f. R. von Hertwig, I. Jena, S. 235.

—, 1915: Praktikum der Zellenlehre. Berlin, Borntraeger, I. Teil.

Buder, J., 1916a: Zur Frage des Generationswechsels im Pflanzenreich. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 34, S. 559.

—, 1916b: Der Generationswechsel der Pflanzen. (13 Fig., 10 Schemata.) Monatshefte f. d. naturw. Unterr., Bd. 9, S. 1.

Burgeff, H., 1914: Untersuchungen über Variabilität, Sexualität und Erblichkeit bei *Phycomyces nitens* Kunze. (20 Fig., 4 Taf.) Flora 107, 259—316.

—, 1915: Untersuchungen über Variabilität, Sexualität und Erblichkeit bei *Phycomyces nitens* Kunze II. (13 Fig.) Flora 108, S. 353—448.

Bütschli, O., 1876: Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Konjugation der Infusorien. (15 Taf.) Abh. Senck. Nat. Ges. Frankfurt, Bd. 10, S. 213.

—, 1888/89: Protozoa, Bd. III. In Bronns, Klassen und Ordnungen des Tierreichs.

Caullery, M. et Mesnil, F., 1901: Recherches sur les Orthonectides. (3 Taf.) Arch. anat. micr. Bd. 4, p. 381.
Chamberlain, C. J., 1905: Alternation of generations in animals from a botanical standpoint. Bot. Gaz. Bd. 39, p. 137.
Christman, A. H., 1905: Sexual reproduction in the rusts. Bot. Gaz. Bd. 39, p. 267.
—, 1907: The alternation of generations and the morphology of the spore forms in the rusts. (1 Taf.) Bot. Gazette 44, 81—101.
Church, A. H., 1898: The polymorphy of *Cutleria multifida* Grev. (3 Taf.) Ann. of. Bot., Vol. 12, p. 75.
Claussen, P., 1912: Zur Entwicklungsgeschichte des Ascomyceten *Pyronema confluens*. (13 Fig., 6 Taf.) Ztschr. f. Bot., Bd. 4, S. 1.
—, 1915: Fortpflanzung im Pflanzenreich; in Kultur der Gegenwart. (Allg. Biologie.) (12 Fig.) Leipzig, III. Teil, Abt. IV, Bd. 1, S. 479.
Coulter, I. M. and Chamberlain, J., 1903: Morphology of Angiosperms. New York und London.
—, —, 1910: Morphology of Gymnosperms. Chicago.

Dangeard, P. A., 1898: I. Mémoire sur les Chlamydomonadinées. (19 Fig.) Le Botaniste, Vol. 6, p. 65.
Dobell, C. C., 1914: Le cycle évolutif de l'Aggregata. Bull. Inst. Océanogr. Moaco. No. 283, p. 1—7.
—, 1925: The life history and chromosome cycle of *Aggregata eberthi*. (3 Fig., 6 Taf.) Parasitology, Bd. 17, p. 1.
Dobell, C. C. and Jameson, A. P., 1915: The chromosome cycle in Coccidia and Gregarines. Proc. Roy. Soc., Ser. B, Vol. 89, p. 83.

Elpatiewsky, W., 1909: Die Urgeschlechtszellenbildung bei *Sagitta*. (19 Fig.) Anat. Anz., Bd. 35, S. 226.
—, 1910: Die Entwicklungsgeschichte der Genitalprodukte bei *Sagitta*. I. (3 Taf.) Moskau. Biol. Zeitschr., Bd. 1, S. 333.
Enriques, P. 1908: Die Konjugation und sexuelle Differenzierung der Infusorien. II. Abh. Wiederkonjugante und Hemisexe bei *Chilodon*. (6 Fig., 2 Taf.) Arch. f. Prot., Bd. 12, p. 213.
Ernst, A., 1913: Fortpflanzung der Gewächse. (Samenpflanzen.) (17 Fig.) Handwörterb. d. Naturw., Bd. 4, S. 227.

Farmer, J. B. and Digby, L., 1907: Studies in Apospory and Apogamy in Ferns. (5 Taf.) Ann. of Bot. 21, S. 161—199.
Fischer, E., 1913: Fortpflanzung der Pilze. (13 Fig.) Handwörterbuch d. Naturw., Bd. 4, S. 178.
Fraser, H. C. J., 1907: On the sexuality and development of the ascocarp of *Lachnea stercorea*. (2 Taf.) Ann. of Bot. 21, p. 349—360.
—, 1908: Contributions to the cytology of *Humaria rutilans* Fries. (2 Taf.) Ann. of Bot. 22, p. 35—56.

Godlewski, jun. E., 1906: Untersuchungen über die Bastardierung der Echiniden und Crinoidenfamilie. (7 Fig., 2 Taf.) Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen, Bd. 20, S. 579.
Goroschankin, 1890: Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Systematik der Chlamydomonaden. I. *Chlamydomonas Braunii*. (2 Taf.) Bull. Soc. imp. Natur. Moskau.
—, 1891: Dasselbe. II. *Chlamydamonas Reinhardii* (Dang.) und seine Verwandten. (3 Taf.) Ibidem p. 101—142.
Granata, L., 1914: Ricerche sul ciclo evolutivo di *Haplosporidium limnodrili* Granata. (7 Fig., 3 Taf.) Arch. f. Protistenk., Bd. 35, S. 47.
Guilliermond, A., 1910: La sexualité chez les champignons. (41 Fig.) Bull. Scient. France et Belg., T. 44, p. 109—196.

Hadzi, J., 1910: Die Entstehung der Knospe bei *Hydra*. (2 Taf.) Arb. zool. Inst. Wien, Bd. 18, S. 61.
Hämmerling, J., 1924: Die ungeschlechtliche Fortpflanzung und Regeneration bei *Aeolosoma hemprichi*. (8 Fig. u. 4 Taf.) Zool. Jahrb., Abt. allg. Zool., Bd. 41, S. 581.
Harper, R. A., 1900: Sexual production in *Pyronema confluens* and the morphology of the Ascocarp. (3 Taf.) Ann. of Bot., Vol. 14, p. 321.
Hartmann, M., 1904: Die Fortpflanzungsweisen der Organismen, Neubenennung und Einteilung derselben, erläutert an Protozoen, Volvocineen und Dicyemiden. (8 Fig.) Biol. Zentralbl., Bd. 24, S. 18 u. 33.

Hartmann, M., 1907: Untersuchungen über den Generationswechsel der Dicyemiden. (4 Taf.) Mem. publ. par la cl. d. sciences de l'ac. roy. d. Belg. Neue Serie, Bd. I., p. 1.
—, 1909: Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem. (27 Fig.) Arch. f. Protistenk., Bd. 14, S. 264.
—, 1914: Der Generationswechsel der Protisten und sein Zusammenhang mit dem Reduktions- und Befruchtungsproblem. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges., Bd. 24, S. 15.
—, 1918: Ergebnisse und Probleme der Befruchtungslehre im Lichte der Prostitenforschung. (9 Fig.) Naturwissensch., Bd. 6, S. 349 und 368.
—, 1919: Über die Kern- und Zellteilung von *Chlorogonium elongatum* Dangeard. (2 Fig., 3 Taf.) Arch. f. Protistenk., Bd. 39, S. 1.
—, 1921: Praktikum der Protozoologie, 4. Aufl. Jena, G. Fischer.
Hartmann, M. und Nägler, 1908: Kopulation bei *Amoeba diploidea* mit Selbständigbleiben der Gametenkerne während des ganzen Lebenszyklus. Sitz.-Ber. d. Ges. naturf. Freunde Berlin.
Herbst, C., 1906, 1907, 1909, 1912: Vererbungsstudien I—VII. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 21, 22, 24, 27, 34.
Hertwig, G., 1911a: Parthenogenesis bei Wirbeltieren, hervorgerufen durch artfremden, radiumbestrahlten Samen. (6 Fig., 2 Taf.) Arch. f. mikr. Anat., Bd. 81, S. 87.
—, 1911b: Radiumbestrahlung unbefruchteter Froscheier und ihre Entwicklung nach Befruchtung mit normalem Samen. (3 Fig., 3 Taf.) Arch. f. mikr. Anat., Bd. 77, S. 165.
Hertwig, O., 1875—78: Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies. I—IV. Morph. Jahrb., Bd. 1, 3 u. 4.
Hertwig, P., 1920: Abweichende Form der Parthenogenese bei einer Mutation von *Rhabditis pellio*. (1 Tafel.) Arch. f. mikr. Anat., Festschr. f. O. Hertwig, Bd. 34, S. 303.
Hertwig, R., 1889: Über die Konjugation der Infusorien. (4 Taf.) Abh. d. Akad. Wiss. München, Bd. 17, S. 1—83.
—, 1899: Mit welchem Recht unterscheidet man geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung? Sitz.-Ber. Ges. Morph. Phys. München, Heft 2.
—, 1902: Über Wesen und Bedeutung der Befruchtung. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. München, Bd. 32, S. 57.
Hofmeister, W., 1851: Vergleichende Untersuchung über die Keimung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen und die Samenbildung der Koniferen. Leipzig, 187 Seiten.
—, 1859/60: Die Entstehung des Embryos der Phanerogamen. Abhandlg. Kgl. Sächs. Ges. d. Wiss. 6 und 7.
Hoyt, W. D., 1907: Periodicity in the Production of the sexual cells of *Dictyota dichotoma*. Bot. Gazette 43, p. 383—392.
—, 1910: Alternation of generations and sexuality in *Dictyota dichotoma*. Bot. Gazette 49, p. 55—57.

Kahle, W., 1908: Die Paedogenesis der Cecidomyiden. (38 Fig., 6 Taf.) Zoologica (Stuttgart, Schweizerbarthsche Verlagsbuchhdlg. (E. Nägele), Bd. 21, Heft 55.
Kauffmann, H., 1914: Über den Entwicklungsgang der *Cylindrocystis*. Zeitschr. f. Bot., Bd. 6, S. 721.
Klebs, G., 1896: Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. (15 Fig., 3 Taf.) Jena, 543 S.
—, 1899: Der Generationswechsel der Thallophyten. Biol. Zentralblatt Bd. 19, S. 209.
—, 1913: Fortpflanzung der Gewächse (Physiologie). (1 Fig.) Handwörterb. d. Naturw., Bd. 4, S. 276.
Klein, L., 1889: Morphologische und biologische Studien über die Gattung *Volvox*. Pringsheims Jahrb., Bd. 20, S. 133.
Kniep, H., 1913: Beiträge zur Kenntnis der Hymenomyceten. I. u. II. Zeitschr. f. Bot., Bd. 5, S. 593.
—, 1915: Beiträge zur Kenntnis der Hymenomyceten III. Ztschr. f. Bot. Bd. 7, S. 369.
—, 1916: Beiträge zur Kenntnis der Hymenomyceten IV. Ztschr. f. Bot., Bd. 8, S. 353.
—, 1919: Über morphologische und physiologische Geschlechtsdifferenzierung. Verh. Phys.-med. Ges. Würzburg, N. F., Bd. 46, S. 1.
—, 1922: Über Geschlechtsbestimmung und Reduktionsteilung. Verh. Phys.-med. Ges. Würzburg, N. F., Bd. 47, S. 1.
—, 1928: Die Sexualität der niederen Pflanzen. (221 Fig.) Fischer, Jena.
Kofoid, L. A., 1898: Plankton Studies II. On Pleodorina illinoisensis, a new species from the plankton of the Illinois River. Null. Ill. State Lab. Nat. Hist. Vol. 5, p. 273.
Korschelt, E., 1913: Ei und Eibildung. (59 Fig.) Handwörterb. d. Naturw., Bd. 3, S. 1.
Korschelt, E. und Heider, 1903: Eireifung, Samenreifung und Befruchtung. Lehrb. d. vergl. Entwicklungsgesch., Allg. Teil II, 1 u. 2.

Krüger, E, 1912: Die phylogenetische Entwicklung der Keimzellenbildung einer freilebenden *Rhabditis*. Zool. Anzeiger, Bd. 40, S. 233.
Kuckuck, P., 1900: II. Beiträge zur Kenntnis der Meeresalgen. 9. Über den Generationswechsel von *Cutleria multifida* (Engl. Bot.) Grev. Wiss. Meeresunters. Abtlg. Helgoland, N. F. 3, S. 13.
Kühn, A., 1908: Die Entwicklung der Keimzellen in den parthenogenetischen Generationen der Cladoceren *Daphnia pulex* de Geer und *Polyphemus pediculus* de Geer (6 Fig., 4 Taf.) Arch. f. Zellfg. Bd. 1, S. 538.
Kupelwieser, H., 1912: Weitere Untersuchungen über die Befruchtung des Seeigeleies durch Wurmsperma. Arch. f. Zellforsch., Bd. 8, S. 352.
Kursanow, L., 1917: Recherches morphologique et cytologiques sur les Urédinées. (25 Fig., 4 Taf.) Bull. Soc. des Naturalistes, Moscou N. S. 31, p. 1—139.
Kylin, H., 1916a: IV. Über den Generationswechsel bei *Laminaria digitaltais*. (5 Fig.) Svensk Bot. Tidskrift 10, 551—561.
—, 1916b: Die Entwicklungsgeschichte und die systematische Stellung von *Bonnemaisonia asparagoides* nebst einigen Worten über den Generationswechsel der Algen. Ztschr. f. Bot. Bd. 8, S. 545.
—, 1923: Studien über die Entwicklungsgeschichte der Florideen. (82 Fig.) Kgl. Svensk. Vetenk. Akad. Handlingar. 63, Nr. 11, S. 3—139.

Léger, L., 1904: La reproduction sexuée chez le *Stylorhynchus*. (8 Fig., 2 Taf.) Arch. f. Protistenk., Bd. 3, S. 303—357.
Lehfeld, W., 1923: Über die Entstehung des Paarkernmycels bei heterothallischen Basidiomyceten (1 Taf.). Hedwigia 64, S. 13—51.
Lewis, J. F., 1912: Alternation of generations in certain Florideae. Bot. Gaz. Bd. 53, p. 236.
Loeb, J., 1912: Über den Mechanismus der heterogenen Befruchtung. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 40, S. 310.
Lotsy, J. P., 1905: Die X-Generation und die 2 X-Generation. Biol. Zentralblatt, Bd. 25, S. 97.
Lühe, M., 1902: Über Befruchtungsvorgänge bei Protozoen. Schrift. physik. ökon. Ges. Königsberg, S. 43.

Marchal, El., et Em., 1906: Aposporie et sexualité chez les mousses. Mem. Ac. Roy. Belg.
—, —, 1907: Aposporie et sexualité chez les mousses. I. Bull. Ac. Roy. Belg. cl. des sciences, p. 765.
—, —, 1909: Aposporie et sexualité chez les mousses. II. Bull. Ac. Roy. Belg. cl. des sciences, p. 1249.
—, —, 1911: Aposporie et sexualité chez les mousses. III. Bull. Ac. Roy. Belg. cl. des sciences. p. 750.
Marchal, P., 1904: Recherches sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites, I. (5 Tafeln.) Arch. Zool. exp. gén., Sér. 4, T. 2, p. 257.
Maupas, E., 1888: Recherches expérimentales sur la multiplication des infusoires ciliés. (4 Tafeln.) Arch. Zool. Exp., Sér. 2, T. 6, p. 165.
—, 1889: Sur le rajeunissement karyogamiques chez les ciliés. Arch. Zool. gén. Sér. 2, T. 7, p. 149.
Moreau, R., 1914: Recherches sur la reproduction des *Mucorineae*. La Bot., T. 13, p. 1.

Nawascin, S., 1898: Resultate einer Revision der Befruchtungsvorgänge bei *Lilium martagon* und *Fritillaria tenella*. Bull. Ac. Petersburg, 5. Ser., Bd. 9, S. 377.
Nienburg, W., 1915: Der Sexualakt bei den höheren Pilzen. Naturw. Wochenschrift N. F. Bd. 14, S. 33.

Oltmanns, Fr., 1922/23: Morphologie und Biologie der Algen. I—III. 2. Aufl., Jena.

Pascher, A., 1916: Über die Kreuzung einzelliger, haploider Organismen, *Chlamydomonas*. (5 Fig.) Ber. d. Dtsch. Bot. Ges., Bd. 34, S. 228.

Reichenow, E., 1921: Die Hämococcidien der Eidechsen. Vorbemerkungen und I. Teil. Die Entwicklungsgeschichte von Karyolysus. (17 Fig., 8 Taf.) Arch. f. Protistenk., Bd. 42, S. 179.
Renner, O., 1916: Zur Terminologie des pflanzlichen Generationswechsels. Biol. Zentralbl., Bd. 36, S. 337.

Sauvageau, C., 1908a: Sur la germination parthénogénétique du *Cutleria adspersa*. III. u. V. Compt. Rend. Soc. Biol., III, T. 64, p. 698; V, T. 65, p. 165.

Sauvageau, C., 1908b: Sur la germination des zoospores de *l'Aglaozonia melanoidea*. Compt. Rend. Soc. Biol., T. 64, p. 697.
—, 1918: Recherches sur les Laminaires des Côtes de France. (85 Fig.) Mém. de l'Acad. des Sci. 56, 1—240.
Schaudinn, F., 1899: Untersuchungen über den Generationswechsel von *Trichosphaerium Sieboldi*. Anh. Abhandlg. kgl. pr. Akad. d. Wiss. Berlin, S. 1.
—, 1900: Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien. (4 Taf.) Zool. Jahrb., Abt. Anat., Bd. 13, S. 197.
—, 1902: Studien über krankheitserregende Protozoen. I. *Cyclospora caryolytica*, der Erreger der perniziösen Enteritis des Maulwurfs. Arb. Kaiserl. Gesundheitsamt, Bd. 18, S. 378.
—, 1905: Neuere Forschungen über die Befruchtung bei Protozoen. Verh. Dtsch. Zool. Ges.
Schrader, F., 1923: Haploidie bei einer Spinnmilbe. (1 Tafel.) Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. 97, S. 610.
Schreiber, E., 1925: Zur Kenntnis der Physiologie und Sexualität höherer *Volvocales*. (1 Tafel.) Ztschr. f. Bot., Bd. 17, S. 337.
Schulze, P., 1918: Die Bedeutung der interstitiellen Zellen für die Lebensvorgänge bei *Hydra*. Sitz.-Ber. d. Ges. naturf. Freunde, Nr. 7.
Seiler, J., 1923: Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden. IV. Die Parthenogenese der Psychiden. (3 Taf., 12 Fig., 10 Tab.) Ztschr. indukt. Abstl. Bd. 31, S. 1.
Strasburger, E., 1894: Über periodische Reduktion der Chromosomenzahl im Entwicklungsgang der Organismen. Biol. Zentralbl. Bd. 14, S. 817 u. 849.
Svedelius, N., 1911: Über den Generationswechsel bei *Delesseria sanguinea*. (16 Fig., Taf. 1 u. 2.) Svensk. bot. Tidskr. 4, S. 260.
—, 1915: Zytologisch-entwicklungsgeschichtliche Studien über *Scinaia furcellata*; ein Beitrag zur Frage der Reduktionsteilung der nicht Tetrasporen bildenden Florideen. (32 Fig.) Nova Acta Reg. Soc. Scient. Upsal. Ser. IV. Bd. 4, 4. Heft. 55 S.
—, 1916: Das Problem des Generationswechsels bei den Florideen. (14 Fig.) Naturw. Wochenschr. N. F., Bd. 15, S. 353.
—, 1921: Einige Bemerkungen über Generationswechsel und Reduktionsteilung. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 39, S. 178.
Swarczewsky, B., 1914: Über den Lebenszyklus einiger Haplosporidien. (10 Fig., 5 Taf.) Arch. f. Protistenk., Bd. 33, S. 49.

Tröndle, A., 1907: Über die Kopulation und Keimung von *Spirogyra*. (13 Fig.) Bot. Ztg. Bd. 65, S. 187.
—, 1911: Über die Reduktionsteilung in den Zygoten von *Spirogyra* und über die Bedeutung der Synapsis. Zeitschr. f. Bot., Bd. 3, S. 593.

Webber, H. I., 1901: Spermatogenesis and fecondation of *Zamia*. Bull. Dept. Agric. Washington.
Wettstein, F. v., 1924: Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage I. (67 Fig., 12 Taf.) Zeitschr. indukt. Abstl., Bd. 33, S. 1.
—, R. v., 1924: Handb. d. system. Botanik, 3. Aufl. Wien, F. Deuticke.
Williams, J. Lloyd, 1904a: Studies in the *Dictyotaceae* I. The Cytology of the Tetrasporangium and the germinating Tetraspore. (2 Taf.) Ann. of Bot. 18, p. 141—160.
—, —, 1904b: II. The Cytology of the Gametophyte Generation. (3 Taf.) Ann. of Bot., Vol. 18, p. 183—204.
—, —, 1921: The Gametophyte and fertilization in *Laminaria* and *Chorda*. Ann. of Bot. Vol. 35, p. 603.
Wilson, E. B., 1925: The cell in development and heredity. 3. Aufl., New York.
Winkler, H., 1908: Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche. (14 Fig.) Progr. rei Bot., Vol. 2, p. 293.
—, 1920: Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen- und Tierreiche. Jena, 231 S.

Yamanouchi, S., 1906: The life history of *Polysiphonia*. Bot. Gaz. Bd. 42, p. 401.
—, 1912: The life history of *Cutleria*. Bot. Gaz. Bd. 54, p. 442.

Handbuch der Vererbungswissenschaft

herausgegeben von

E. Baur und **M. Hartmann**

Lieferung 5 (Band I)

Die cytologischen Grundlagen der Vererbung von **Dr. Karl Bělař.** Mit 280 Abbildungen. 412 Seiten. 1928. Subskriptionspreis 40 RM.

Der Subskriptionspreis verpflichtet zur Abnahme des vollständigen Handbuches. Nach Abschluß eines Bandes wird der Preis dafür erhöht. — Einzelne Lieferungen können nur, soweit die Vorräte reichen, zum doppelten Subskriptionspreis abgegeben werden.

Im Druck befinden sich:

Variations- und Erblichkeitsstatistik von Professor **Dr. Felix Bernstein**

Verteilung, Bestimmung und Vererbung des Geschlechts bei Protisten und Thallophyten von Professor **Dr. M. Hartmann**

Artbastarde bei Pflanzen von Professor **Dr. O. Renner**

Bestimmung und Vererbung des Geschlechts bei Tieren von Professor **Dr. E. Witschi**

Protoplasma-Monographien

herausgegeben von **R. Chambers (New York), E. Fauré-Fremiet (Paris), H. Freundlich (Berlin), Küster (Gießen), F. E. Lloyd (Montreal), H. Schade (Kiel), W. Seifriz (Philadelphia), J. Spek (Heidelberg), W. Stiles (Reading)**

Redigiert von **F. Weber (Graz)** und **L. V. Heilbrunn (Woods Hole)**

Band I:

The Colloid Chemistry of Protoplasm by **L. V. Heilbrunn**, Assistant Professor of Zoology, University of Michigan. 356 Seiten. Mit 15 zum Teil farbigen Abbildungen. Gebunden 21 RM

In Vorbereitung sind folgende Bände:

Temperature and Living Matter by **J. Belehrádek** (Masaryk University Brno)

Permeability by **S. C.** and **M. M. Brooks** (University of California)

Electrostatics of Protoplasm by **J. Gicklhorn** (Prag), translated by **J. Small** and **C. T. Ingold**

La Physicochimie de la Sexualité par **Ph. Jovet-Lavergne** (Paris)

Chemie des Protoplasmas von **A. Kiesel** (Universität Moskau)

Pathologie des Protoplasmas von **E. Küster** (Universität Gießen)

Mechanismus der Enzymwirkung von **F. F. Nord** (Physiologisches Institut Tierärztliche Hochschule Berlin)

Die Muskelzelle von **A. Pischinger** (Universität Graz)

Elektrische Umladungen in Protoplasten von **H. Pfeiffer** (Bremen)

Physikalische Chemie der Reifung und Befruchtung von **G. Runnström** (Universität Stockholm)

The Structure of Protoplasm by **W. Seifriz** (University of Pennsylvania)

Hydrogen-ion concentration in Plant Cells and Tissues by **J. Small** (University of Belfast)

Oekologie der Pflanzenzelle von **Vl. Ulehla** (Masaryk University Brno)

Ausführliche Prospekte kostenfrei

Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin.
W 35 Schöneberger Ufer 12a

Anlageplan
des
Handbuches der Vererbungswissenschaft

herausgegeben von

E. Baur und **M. Hartmann**

Band I:

A. Fortpflanzung und Befruchtung als Grundlage der Vererbung von M. Hartmann
B. Die cytologischen Grundlagen der Vererbung von K. Bělař
C. Vererbungsstatistik von F. Bernstein
D. Variabilität, Modifikation, Mutation, Vererbung erworbener Eigenschaften von V. Jollos
E. Vererbung bei Protisten von J. Hämmerling
F. Mendelismus von E. Baur
G. Faktorenkoppelung und Faktorenaustausch von C. Stern
H. Drosophila von H. J. Muller

Band II:

A. Artbastarde bei Pflanzen von O. Renner
B. Artbastarde bei Tieren von F. Süffert
C. Bestimmung und Vererbung des Geschlechts bei höheren Pflanzen von C. Correns
D. Bestimmung und Vererbung des Geschlechts bei Tieren von E. Witschi
E. Bestimmung und Vererbung des Geschlechts bei Protisten und Thallophyten von [M. Hartmann
F. Faktorenmutation von E. Baur
G. Hetero- und Polyploidie von F. von Wettstein
H. Nicht mendelnde Vererbung von C. Correns
I. Selbststerilität und Heterostylie von E. Lehmann
J. Inzucht von H. Federley
K. Chimären, Pfropfbastarde von J. Buder
L. Apogamie und Parthenogenese bei Pflanzen von O. Rosenberg
M. Parthenogenese und Vererbung bei Tieren von J. Seiler

Band III:

A. Entwicklungsmechanik und Vererbung bei Tieren von W. Schleip
B. Entwicklungsmechanik und Vererbung bei Pflanzen von F. von Wettstein
C. Partielle Keimesschädigungen durch Radium und Röntgenstrahlen von P. Hertwig
D. Konsequenzen der Vererbungslehre für die Pflanzenzucht von J. Nilsson-Ehle
E. Konsequenzen der Vererbungslehre für die Tierzucht von H. Nachtsheim
F. Eugenik von F. Lenz
G. Evolution von V. Jollos
H. Phylogenie der Pflanzen von R. Wettstein
I. Phylogenie der Tiere von A. Naef
J. Phylogenie der Menschen von C. Mollison
K. Entstehung der Haustiere von B. Klatt
L. Entstehung der Kulturpflanzen von E. Schiemann

Die Ausgabe des Handbuches erfolgt in zwanglos erscheinenden Lieferungen. Für jede Lieferung wird ein Subskriptionspreis festgesetzt, der zum Bezug des ganzen Werkes verpflichtet. — Einzelne Lieferungen können nur, soweit die Vorräte reichen, zum doppelten Subskriptionspreis abgegeben werden.

Genetics Biol H
286278
Hartmann, Max, - Fortpflan
als Grundlage der Vererbu
Handbook der Vererbungs
Band I, A. -Lief. 6 (1, A
Borntraeger, Berlin 1929.

Biol
H
Hartmann, Max
Fortplanzung und
Befruchtung als Grundlage
der Vererbungswissen

BioMed.

286278